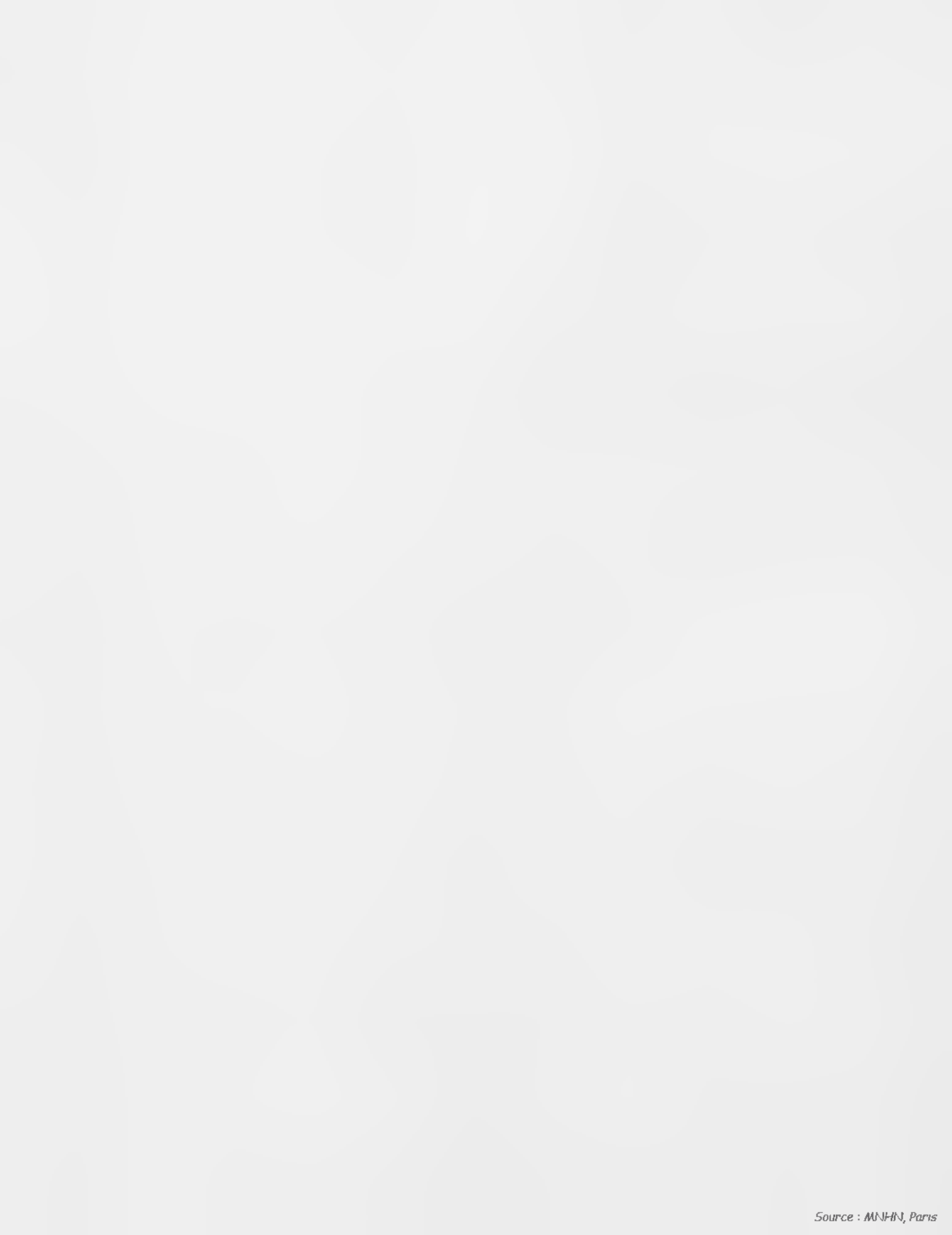
P. 260 [illegible]

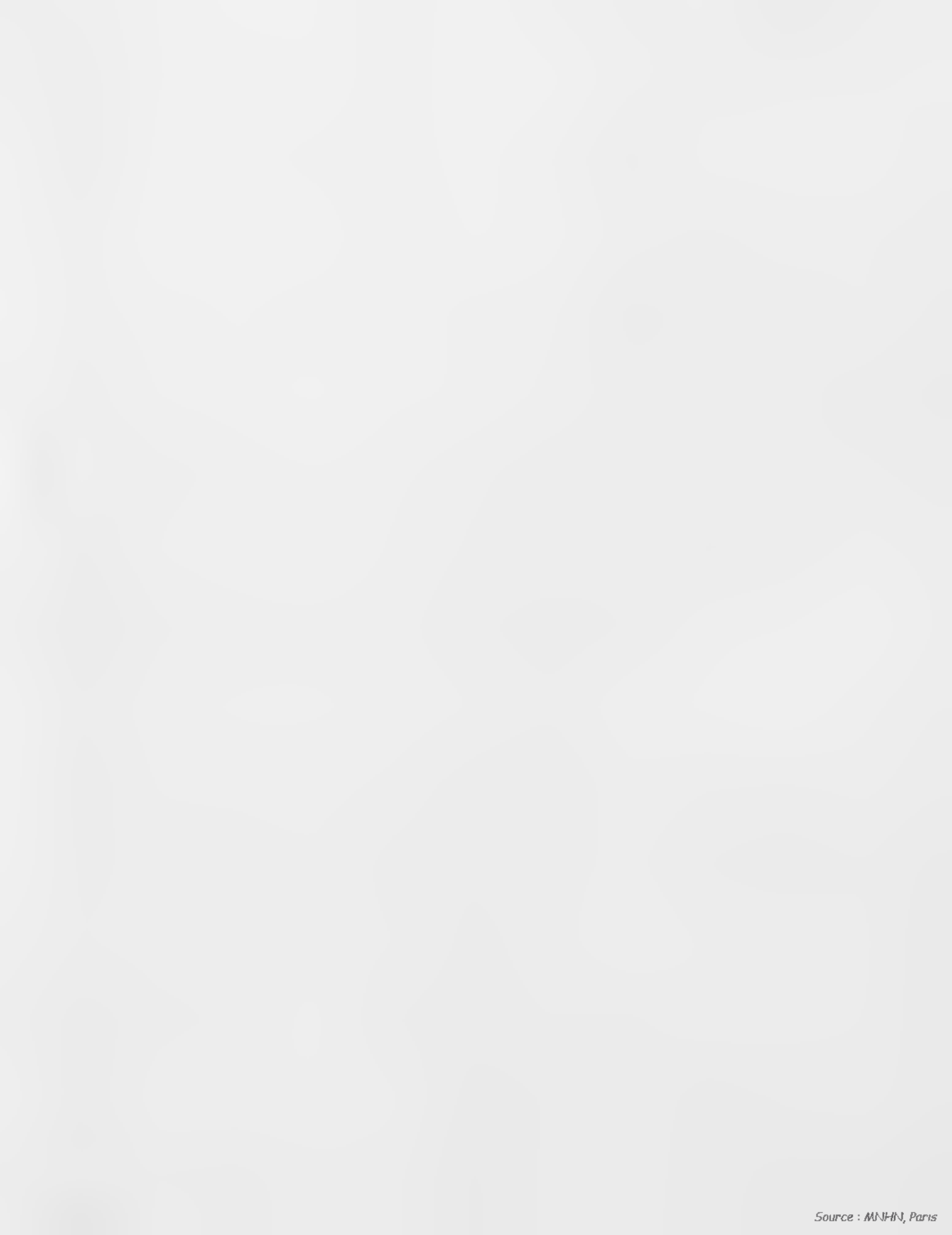
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

R 260
2 ex

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LXIX

Marie-Claude DURETTE-DESSET

ESSAI DE CLASSIFICATION DES NÉMATODES HÉLIGMOSOMES. CORRÉLATIONS AVEC LA PALÉOBIOGÉOGRAPHIE DES HÔTES.

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1971

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome LXIX

ESSAI DE CLASSIFICATION DES NÉMATODES HÉLIGMOSOMES. CORRÉLATIONS AVEC LA PALÉOBIOGÉOGRAPHIE DES HÔTES.

par

Marie-Claude DURETTE-DESSET

SOMMAIRE

Pages

SOMMAIRE 1

REMERCIEMENTS 4

INTRODUCTION 5

Chapitre I. — GÉNÉRALITÉS 6

A. Place des Hëligmosomes parmi les Nématodes 6

B. Répartition, spectre d'hôtes, abondance 7

C. Cycle évolutif 7

D. Mode de fixation 8

E. Données actuelles de la classification 10

Chapitre II. — ANALYSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES 12

A. Extrémité antérieure 12

B. Extrémité postérieure de la femelle 12

C. Extrémité postérieure du mâle 13

D. Synlophe 14

Chapitre III. — DÉMEMBREMENT DES HÉLIGMOSOMES EN DIFFÉRENTES LIGNÉES ET HYPOTHÈSES SUR L'ÉVOLUTION DE CES LIGNÉES D'APRÈS L'ÉTUDE DU SYNLOPHE 19

A. Étude des synlophes larvaires 19

B. Hypothèses sur l'évolution du synlophe 21

1) Lignée *Impalaia* 21

2) Lignée *Moennigia* 22

3) Lignée *Viannaia* 22

4) Lignée *Vexillata* 23

1 564009 6

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

5) Lignée *Longistriata* 23
6) Lignée *Heligmonella* 24
7) Lignée *Heligmosomum* 32

Chapitre IV. — CONCLUSIONS SYSTÉMATIQUES 35

A. Définition des sous-familles et des genres correspondants 35

I) Impalaiinae n. s. fam. (Schulz, 1952 tribu) 36
Genres : *Ortleppstrongylus* Durette-Desset, 1970 36
Impalaia Monnig, 1923 36

II) Moennigiinae n. s. fam. 38
Genre : *Moennigia* Travassos, 1935 38

III) Viannaiinae Neveu-Lemaire, 1934 40
Genres : *Viannaia* Travassos, 1914 40
Viannella Travassos, 1918 42

IV) Vexillatinae n. s. fam. 44
Genre : *Vexillata* (Travassos, 1937 s. gen.) 44

V) Longistriatinae Skrjabin et Schulz, 1952 46
Genre : *Longistriata* Schulz, 1926 46

VI) Heligmoneflinae (Skrjabin et Schikhobalova, 1952, tribu) 48
Genres : *Tricholinstowia* Travassos, 1937 48
Heligmonella Monnig, 1927 49
Paraheligmonella n. gen. 50

VII) Pudicinae (Skrjabin et Schikhobalova, 1952, tribu) 51
Genres : *Heligmostrongylus* Travassos, 1917 52
Pudica Travassos et Darriba, 1929 53
Pseudoheligmosomum Travassos, 1937 54
Sciurodendrium n. gen. 54

VIII) Brevistriatinae n. s. fam. 56
Genres : *Cordicauda* n. gen. 56
Paraheligmonina (Ortlepp, 1939 s. gen.) 57
Brevistriata Travassos, 1937 59
Quentinstrongylus Durette-Desset, 1969 61

IX) Nippostrongylinae n. s. fam. 62
Genres : *Orientostrongylus* Durette-Desset, 1970 62
Tenorastrongylus Durette-Desset, 1970 63
Nippostrongylus Lane, 1923 64
Austrostrongylus n. gen. 65
Neoheligmonella n. gen. 66
Heligmonina Baylis, 1928 68
Metheligmonella n. gen. 69
Boreostrongylus n. gen. 70
Hassalstrongylus n. gen. 71
Stilestrongylus Freitas, Lent et Almeida, 1937 72
Hypocristata n. gen. 73
Mammonidula Sadovskaja, 1952 74

X) Heligmosominae Travassos, 1914 75
Genres : *Heligmosomoides* Hall, 1916 75
Heligmosomum Railliet et Henry, 1909 77

B. Tableau dichotomique de la famille des Heligmosomidae 79

Source : MNHN, Paris

Chapitre V. — PROBLÈMES POSÉS PAR L'ÉVOLUTION DES HÉLIGMOSOMES..... 87
A. Faunes d'espèces congénères et leur formation..... 87
B. Degré d'évolution des lignées par rapport à leur ancienneté relative..... 95
C. Évolution des lignées parasitaires par rapport à celle des lignées d'hôtes..... 95

Chapitre VI. — ESSAI D'INTERPRÉTATION DE L'ÉVOLUTION DES HÉLIGMOSOMES EN FONCTION DE LA PALÉOBIOGÉOGRAPHIE DES HÔTES ET CONCLUSION..... 97

RÉSUMÉ..... 113

BIBLIOGRAPHIE..... 119

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Nous prions Monsieur le Professeur J. Bergerard d'accepter nos remerciements les plus sincères pour avoir bien voulu présider le jury de notre thèse et pour avoir toujours témoigné beaucoup d'intérêt à nos problèmes.

Ce travail a été entrepris sur les conseils de Monsieur le Professeur A. Chabaud, et poursuivi sous sa direction. Qu'il veuille bien trouver ici le témoignage de notre profonde reconnaissance pour nous avoir fait profiter de sa grande expérience, nous avoir guidée avec compréhension et patience, au cours de nos recherches, et nous avoir fait partager son enthousiasme pour la Parasitologie.

Nous remercions aussi très vivement Monsieur le Professeur Ch. Bocquet d'avoir bien voulu faire partie de notre jury et de nous avoir aidée, par ses précieux conseils, à éclairer certains de nos problèmes.

Monsieur le Professeur R. Hoffstetter et Monsieur le Professeur R. Lavocat ont eu l'extrême obligeance de nous guider en Paléontologie. Nous leur exprimons notre grande reconnaissance pour cette aide et nous les remercions d'avoir accepté de juger notre thèse.

Nos remerciements vont également à Monsieur Francis Petter, qui, tout au long de ce travail, a eu la gentillesse de mettre ses grandes connaissances en Mammalogie à notre disposition, et nous a envoyé à plusieurs reprises des Rongeurs africains.

Nous adressons aussi tous nos remerciements à Messieurs R. Ph. Dollfus et C. Dupuis, qui nous ont toujours aidée, avec une extrême obligeance, à résoudre des problèmes bibliographiques ou rédactionnels.

Cette étude a nécessité un matériel abondant. Nous adressons nos vifs remerciements à Mesdames G. Caballero, B. Erhardova, H. Kohn-Hoineff, P. Mawson, N. Schikhobalova, A. Verster, à Messieurs E. Biocca, J. Buckley, V. Barus, J. Callot, M. Ohbayashi, J. Pearson, F. Tenora, L. Travassos, qui nous ont procuré des spécimens-types, à Messieurs P. Beaver, J. Bernard, D. Forrester, W. Inglis, J. Kinsella, Le van Hoa, M. Little, R. Pujol, R. Rausch, G. Schad, J. Sprent, C. Vaucher, pour leurs envois de matériel ; à Mesdames O. Bain, I. Landau, à Messieurs J. P. Adam, J. L. Albaret, Y. M. Boulard, R. Houin, J. C. Quentin qui nous ont fait parvenir des Rongeurs.

A l'occasion des captures que nous avons effectuées nous-même, nous avons été accueillie avec beaucoup de gentillesse dans le laboratoire de Monsieur le Professeur J. M. Doby à Rennes. Nous le remercions, ainsi que ses deux collaborateurs, Messieurs J. C. Beaucournu et B. Rault. Nous remercions aussi tout particulièrement Monsieur le Professeur J. A. Rioux, de Montpellier, qui, soit sur le terrain, soit au laboratoire, a enrichi nos connaissances, au cours de discussions passionnées. Madame J. Renaud-Mornant et Monsieur J. Jourdane ont eu la gentillesse de nous recevoir et de nous faciliter la capture d'Insectivores. Nous les en remercions très vivement.

Nous exprimons notre vive gratitude à tous ceux qui nous ont aidés pour la partie matérielle de cette étude, et tout particulièrement à Mesdames R. Tcheprakoff et N. Caillaud.

Enfin, nous adressons nos affectueux remerciements à nos parents et à notre mari pour leurs encouragements et le soutien qu'ils nous ont apporté tout au long de ce travail.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les problèmes phylogéniques posés par les parasites ont été jusqu'à présent étudiés surtout chez des animaux dont l'adaptation au parasitisme est très ancienne (Cestodes, Protozoaires).

Nous avons tenté d'analyser l'évolution de groupes d'apparition plus récente, dans l'espoir d'avoir une vue plus détaillée des phénomènes.

Les Nématodes de la famille des Heligmosomidae constituent justement, d'après Chabaud et Brygoo, 1964, un bon exemple d'un groupe parasitaire d'évolution récente.

Ce groupe est, en effet, principalement inféodé aux Rongeurs, lesquels se sont différenciés à partir du Tertiaire. Notre analyse va nous conduire effectivement à situer l'évolution des formes les plus anciennes dès le début du Tertiaire, mais certains rameaux évolutifs, tels que les Heligmosominae, nous paraissent contemporains de l'évolution des Microtidés, c'est-à-dire de la fin du Tertiaire — début du Quaternaire.

D'autres éléments rendent ce groupe de parasites particulièrement intéressant.

1) Il n'y a pas de fossiles, mais nous connaissons les ancêtres libres : les *Rhabditis*, et les formes parasites de la même lignée, mais plus primitives : les Trichostrongylides à deux utérus.

2) Les espèces sont très nombreuses.

3) Elles sont réparties dans le monde entier (sauf Madagascar) chez des hôtes variés.

Desportes en 1943 a attiré l'attention sur les curieuses dispositions que peuvent revêtir les arêtes cuticulaires. Nous nous sommes aperçue qu'il s'agit d'un appareil de fixation très différencié, dont nous ferons une étude détaillée à l'échelle mondiale.

La taxonomie qui sera déduite de cette étude sera confrontée avec les données particulièrement précises établies sur la paléobiogéographie des hôtes principaux, les Rongeurs.

Ces éléments, d'origine tout-à-fait indépendante, se révèlent faciles à coordonner et nous donnent une image des modalités d'évolution de ce groupe parasitaire.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

GÉNÉRALITÉS

A. — PLACE DES HÉLIGMOSOMES PARMI LES NÉMATODES

Les Nématodes se scindent en deux sous-classes : les Adenophorea, d'une part, représentés surtout par les Nématodes libres marins, qui n'ont donné naissance, chez les Vertébrés, qu'à un petit nombre de genres souvent hyperspécialisés ; les Secernentea, d'autre part, abondamment représentés dans les milieux terrestres ou dulcaquicoles par les Rhabditides ; de ces derniers sont issus la très grande majorité des Nématodes parasites de Vertébrés.

L'ensemble, sous des adaptations morphologiques et biologiques variées, conserve des caractères extrêmement constants ; de ce fait, les études phylogéniques peuvent être plus précises que dans les autres groupes parasitaires, car on peut admettre que, plus une espèce est proche du type libre *Rhabditis*, plus elle est primitive.

Les Secernentea, parasites de Vertébrés, comprennent quatre groupes principaux : les Rhabditida, les Strongylida, les Ascaridida et les Spirurida. Le groupe Ascaridida-Spirurida est profondément adapté au parasitisme, les Rhabditida et même les Strongylida sont relativement peu modifiés, mais ce sont ces derniers qui constituent la principale réussite évolutive par l'abondance des espèces et le nombre d'hôtes parasités.

Ils se reconnaissent par une bourse caudale caractéristique, constante dans l'ensemble de l'ordre, et sont divisés en super-familles, surtout d'après leur biologie et leurs structures céphaliques.

Les deux super-familles les plus évoluées se distinguent immédiatement par l'atrophie des pièces buccales. Ce sont les Metastrongyloidea, parasites pulmonaires à biologie hétéroxène, et les Trichostrongyloidea, parasites intestinaux à biologie monoxène.

Les Trichostrongyloidea sont abondamment représentés chez tous les Vertébrés, à l'exception des Poissons, et ont un cycle évolutif relativement simple, mais cependant plus spécialisé que celui des Strongles primitifs. Chez ces derniers, la larve est libre et se nourrit dans le milieu extérieur durant le 1er et le 2e stade. Le 2e stade mue et la larve du 3e stade, protégée par la mue du 2e stade, est la forme de résistance, qui est infestante. La pénétration dans l'hôte se fait par voie cutanée. La larve, entraînée par la circulation sanguine, émigre obligatoirement dans le poumon et, après avoir été drainée dans la trachée, ne parvient que secondairement dans l'intestin.

Les Trichostrongyloidea les plus évolués présentent deux caractères particulièrement importants :

1) La vie libre est raccourcie, et la larve vit uniquement aux dépens des réserves vitellines, sans rien emprunter au milieu extérieur.

2) L'infestation de l'hôte se fait par voie buccale, et la migration pulmonaire devient inutile. Il apparaît cependant que le métabolisme du 3e stade larvaire nécessite encore une vie tissulaire, et l'on assiste presque constamment à une migration raccourcie de ce stade, dans la sous-muqueuse intestinale, par exemple (cf. Chabaud, *in* Grassé, 1965).

Contrairement à l'opinion des auteurs soviétiques, nous pensons donc, avec Chabaud, que les Trichostrongyloidea sont une lignée de Strongles hyperspécialisée, et non primitive, et les Héligmo-

Source : MNHN, Paris

somes, qui nous intéressent ici, constituent précisément le groupe le plus évolué des Trichostrongyloidea, du fait qu'ils ont perdu un des deux utérus présents chez les formes primitives.

Nous venons de voir que le seul caractère commun à tous les Héligmosomes est celui d'être des Trichostrongyloidea monodelphes.

La famille des Heligmosomidae, individualisée comme une sous-famille par Travassos, 1914, puis élevée au rang de famille par Cram, 1927, groupe ainsi de façon commode les Trichostrongylides les plus spécialisés.

B. — RÉPARTITION, SPECTRE D'HÔTES, ABONDANCE

Les Heligmosomidae sont répartis dans le monde entier, à l'exception de Madagascar, et ne sont connus en Australie que chez des Rongeurs d'introduction relativement récente.

Le spectre d'hôtes est beaucoup plus limité que celui des autres Trichostrongyloidea. Ils sont abondants chez les Marsupiaux américains, les Xénarthres (et non les Pholidotes), certains Insectivores récents : Soricoidea (et non les Insectivores archaïques : Tenrecoidea), les Lagomorphes et les Rongeurs. On en connaît accessoirement une espèce proche de celles des Marsupiaux, chez trois Primates américains, et un petit groupe très particulier de cinq espèces chez des Ruminants.

Le nombre d'espèces est considérable. La monographie de Skrjabin et coll., 1954, compte environ 150 espèces. A notre connaissance, 32 espèces ont été décrites depuis, et nous-même en avons décrit près de 70. Mais ce chiffre constitue, selon toute vraisemblance, un faible pourcentage des espèces actuelles, car il s'agit de Nématodes de très petite taille, qui passent inaperçus si on ne les recherche pas spécialement.

Le nombre d'espèces présentes chez un même hôte peut être important (8 chez *Atherurus africanus*, par exemple).

C. — CYCLE ÉVOLUTIF

La biologie est surtout connue chez deux espèces qui sont utilisées parfois dans des recherches de biochimie et d'immunologie : *Nippostrongylus brasiliensis* (Travassos, 1914) (souvent désignée sous le nom de *N. muris* Yokogawa, 1922) et *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845) (désignée sous le nom de *Nematospiroides dubius* Baylis, 1926). Le cycle évolutif d'une troisième espèce, *Hassalstrongylus musculi* (Dikmans, 1935), a également été réalisé par Schwartz et Alicata en 1935.

Bien que ces trois cycles aient été réalisés uniquement chez des Rongeurs Muridés, leur étude et leur comparaison apportent des éléments intéressants qui corroborent les résultats obtenus par les caractères morphologiques.

1) Chez *Heligmosomoides polygyrus*, les œufs sont émis dans les excréments de l'hôte et éclosent en 24 heures environ. A la température de 23-28° C, et avec une humidité suffisante, le 3e stade larvaire, infestant, est atteint en 4 à 6 jours.

Le Rongeur se contamine par voie orale et la larve passe directement dans l'intestin, où elle va s'enkyster dans la muqueuse. La 3e mue a lieu dans la couche musculaire environ 2 à 4 jours après l'enkystement et le 4e stade larvaire regagne la lumière intestinale, où il se transformera en adulte en 6 à 8 jours. Les premiers œufs apparaissent dans les fèces environ 9 jours après l'infestation.

Le cycle total d'œufs à œufs s'effectue donc environ en 15 jours (cf. Spurlock, 1943 ; Roman, 1951 ; Erhenford, 1954 ; Falmy, 1956 b).

2) Chez *Nippostrongylus brasiliensis* et *Hassalstrongylus musculi*, le cycle se déroule de la même façon dans son ensemble, avec cependant deux différences essentielles : chez *N. brasiliensis*, la pénétration est généralement cutanée, et on assiste à une migration du 3e stade larvaire par les poumons (cf. Yokogawa, 1922 ; Schwartz et Alicata, 1934) ; chez *H. musculi*, la pénétration se fait aussi bien par la peau que par la bouche, mais les auteurs n'ont pas pu mettre en évidence de migration pulmonaire (cf. Schwartz et Alicata, 1935).

Source : MNHN, Paris

Comme nous l'avons vu précédemment, l'évolution du cycle biologique chez les Strongles paraît se faire en 3 étapes :

a) La pénétration du 3e stade larvaire est cutanée, et on observe une migration par les poumons avant le passage dans l'intestin.

b) La pénétration cutanée persiste, mais celle par voie orale devient possible. La migration pulmonaire n'est plus indispensable, mais la larve, par conservation du cycle ancestral, a besoin d'un encapsulement dans les tissus, ce dernier se faisant dans la sous-muqueuse.

c) La pénétration cutanée disparaît, et le cycle se raccourcit encore davantage.

L'étude des 3 cycles précédents illustre ce phénomène, et la biologie d'*H. musculi* apparaît comme une étape intermédiaire entre celle, plus primitive, de *N. brasiliensis* (pénétration cutanée, migration pulmonaire) et celle, plus évoluée, d'*H. polygyrus* (pénétration buccale, pas de migration pulmonaire).

Comme nous le verrons plus loin, cette évolution correspond à celle que l'on peut mettre en évidence par les caractères morphologiques et, en particulier, par le synlophe.

Dans nos observations, le raccourcissement du cycle par encapsulement du 3e stade larvaire dans la sous-muqueuse paraît être un fait général, et non accidentel. Ce phénomène peut s'observer de deux façons :

1) lors de l'autopsie d'un Rongeur, si l'intestin est simplement ouvert, sans destruction de la muqueuse, les 3e stades larvaires n'apparaissent à la surface qu'au bout de quelques heures, ce qui prouve qu'ils étaient profondément enfoncés dans l'intestin.

2) sur coupe histologique, à chaque fois que nous avons trouvé des 3e stades larvaires, ils étaient encapsulés dans la sous-muqueuse (fig. 2, a).

D. — MODE DE FIXATION

Les Héligmosomes n'ont donc pas d'éléments biologiques qui les distinguent des autres Trichostrongyloidea évolués, et c'est surtout la façon dont les Vers sont accrochés à la muqueuse intestinale de l'hôte qui constitue leur caractère le plus remarquable.

Les Héligmosomes, qui vivent préférentiellement dans le duodenum, ont un corps enroulé de façon sénestre le long de la ligne ventrale, selon des spires plus ou moins serrées.

Les arêtes cuticulaires longitudinales, qui existent aussi chez les 4e stades larvaires, constituent un système d'accrochage hautement différencié, qui permet aux Nématodes d'être solidement fixés sur une ou plusieurs villosités intestinales. Il faut noter, d'ailleurs, qu'étant donné l'orientation des arêtes cuticulaires, la progression du Ver en avant est aisée (fig. 1) et, comme, dans la plupart des cas, on trouve, sur coupes histologiques de l'intestin des hôtes, des lésions qui ont l'aspect de coupures nettes (fig. 2 b, c), et que nous constatons très peu de réactions tissulaires, nous sommes amenée à penser que les Vers sont mobiles pendant toute leur existence.

Nous n'avons pu étudier ce mode de fixation que dans certains cas, où il a été possible d'avoir un prélèvement positif de fragments intestinaux fixés immédiatement après la mort de l'hôte.

Certains éléments paraissent communs à toutes les espèces : le Ver s'enroule autour d'une ou plusieurs villosités, à la manière d'une liane autour d'un tronc d'arbre, avec la tête dirigée vers le fond de la muqueuse. L'enroulement sénestre le long de la ligne ventrale fait que la face ventrale ou ventrale-gauche s'enfonce dans la villosité, et que la face gauche est postérieure (fig. 1).

D'autres éléments varient selon les espèces : le corps peut être enroulé sur toute sa longueur, ou seulement sur une partie plus ou moins longue de l'extrémité antérieure. Les spires du Ver « pincent » la villosité de façon plus ou moins profonde : parfois, les arêtes ne touchent que l'épithélium, parfois, au contraire, elles pénètrent l'épithélium, et le Ver s'enroule autour de l'axe vasculo-conjonctif de la villosité. Dans certains cas, c'est la tête seule du Ver qui s'enfonce dans l'axe de la villosité, pour y prélever, semble-t-il, sa nourriture.

Source : MNHN, Paris

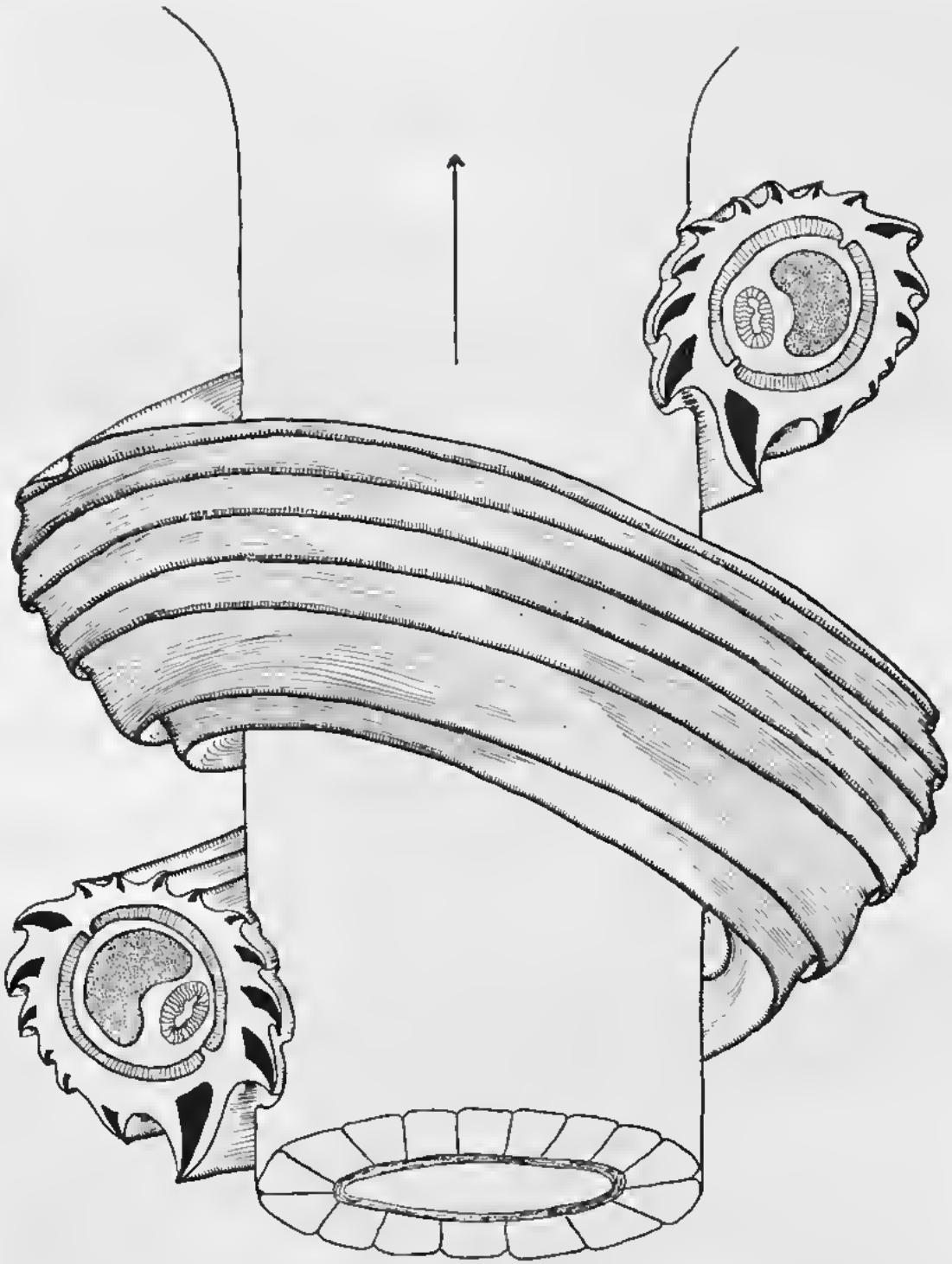


Fig. 1. — Schéma indiquant l'enroulement d'un Nippostrongylinae autour d'une villosité intestinale. La pointe de la flèche indique la direction de la partie basale de la villosité (fond de la muqueuse) et l'extrémité antérieure du Ver. Le pincement de la villosité s'effectue principalement par les arêtes ventrales-gauches. (D'après Desset, 1964).

Source : MNHN, Paris

Le pincement de la villosité par le Ver est surtout important chez les espèces dépourvues de carène (fig. 1). Chez les espèces où la carène est présente, celle-ci, dirigée vers l'arrière, constitue une sorte de flotteur, facilitant la progression et le maintien du Ver dans le mucus (fig. 2, c).

Le mode de fixation et de progression paraît dépendre de mécanismes complexes, vraisemblablement sous la dépendance de l'appareil osmorégulateur. Nous n'avons pas pu approfondir la question et nous donnons simplement ici quelques photographies des images les plus caractéristiques des Vers *in situ* (fig. 2).

E. — DONNÉES ACTUELLES DE LA CLASSIFICATION

Le taxon « Heligmosominae » créé par Travassos en 1914 pour isoler les Trichostrongylidae ne possédant qu'un seul utérus a été élevé au rang de famille par Cram en 1927. Plusieurs auteurs ont proposé une classification de cette famille, mais nous ne retiendrons ici que les quatre principales, dues à Travassos (1937), Skrjabin et coll. (1954), Chabaud (1959) et Mawson (1961).

1) Pour Travassos, les Héligmosomes font partie des Trichostrongylidae et correspondent dans la classification qu'il donne de cette famille à l'ensemble Heligmosominae Travassos, 1914, Viannaiinae Neveu-Lemaire, 1943 et Oswaldoneminae Travassos, 1937. Ce sont, avec les Ollulalinae Hall, 1916, les quatre sous-familles les plus évoluées des Trichostrongylidae. Les caractères différentiels utilisés pour ces divisions sont la monodelphie, la longueur et la complexité des spicules, les caractères de la bourse caudale. La majorité des genres (23 sur 29) est regroupée chez les Viannaiinae et la plupart des espèces appartiennent au seul genre *Longistriata* Schulz, 1926.

2) Skrjabin et coll. reconnaissent les Heligmosomidae en tant que famille : Ils y incluent les 3 sous-familles précédentes et y ajoutent celle des Longistriatinae Skrjabin et Schulz, 1937.

Dans ces quatre sous-familles, ils créent 11 tribus, dont 8 pour la sous-famille des Longistriatinae, et individualisent 43 genres.

Les caractères différentiels utilisés sont très nombreux, mais n'ont, dans la plupart des cas, qu'une valeur spécifique (voir plus loin le chapitre « Analyse des caractères morphologiques ») ; ils reposent même parfois sur les imperfections de certaines descriptions.

Ce système trop complexe, et où aucune ligne directrice ne permet de dégager l'évolution générale du groupe, est d'utilisation difficile. Les auteurs qui l'emploient actuellement sont presque toujours conduits à faire de nouveaux genres de leurs espèces nouvelles, car celles-ci n'entrent pas dans les définitions génériques, trop étroites.

3) Chabaud a cherché, au contraire, à simplifier la classification de l'ensemble des Trichostrongyloidea, en se fondant surtout sur 5 caractères morphologiques : la capsule buccale, le nombre des utérus, la pointe caudale de la femelle, la bourse caudale du mâle et les spicules. Les genres sont définis et classés en fonction du degré d'évolution de chacun de ces caractères.

En ce qui concerne les Heligmosomidae, cela permet de simplifier considérablement la systématique ; les sous-familles sont ramenées à 2 : Viannaiinae et Heligmosominae, et les genres à 22.

Fig. 2. — Quelques Héligmosomes en place dans l'intestin (coupes histologiques).

a) 3e stade larvaire de *Paraheligmonina* sp. (Nippostrongylinae) chez un *Funisciurus lemniscatus* de Brazzaville. La larve est encapsulée dans le tissu conjonctif de la muqueuse.

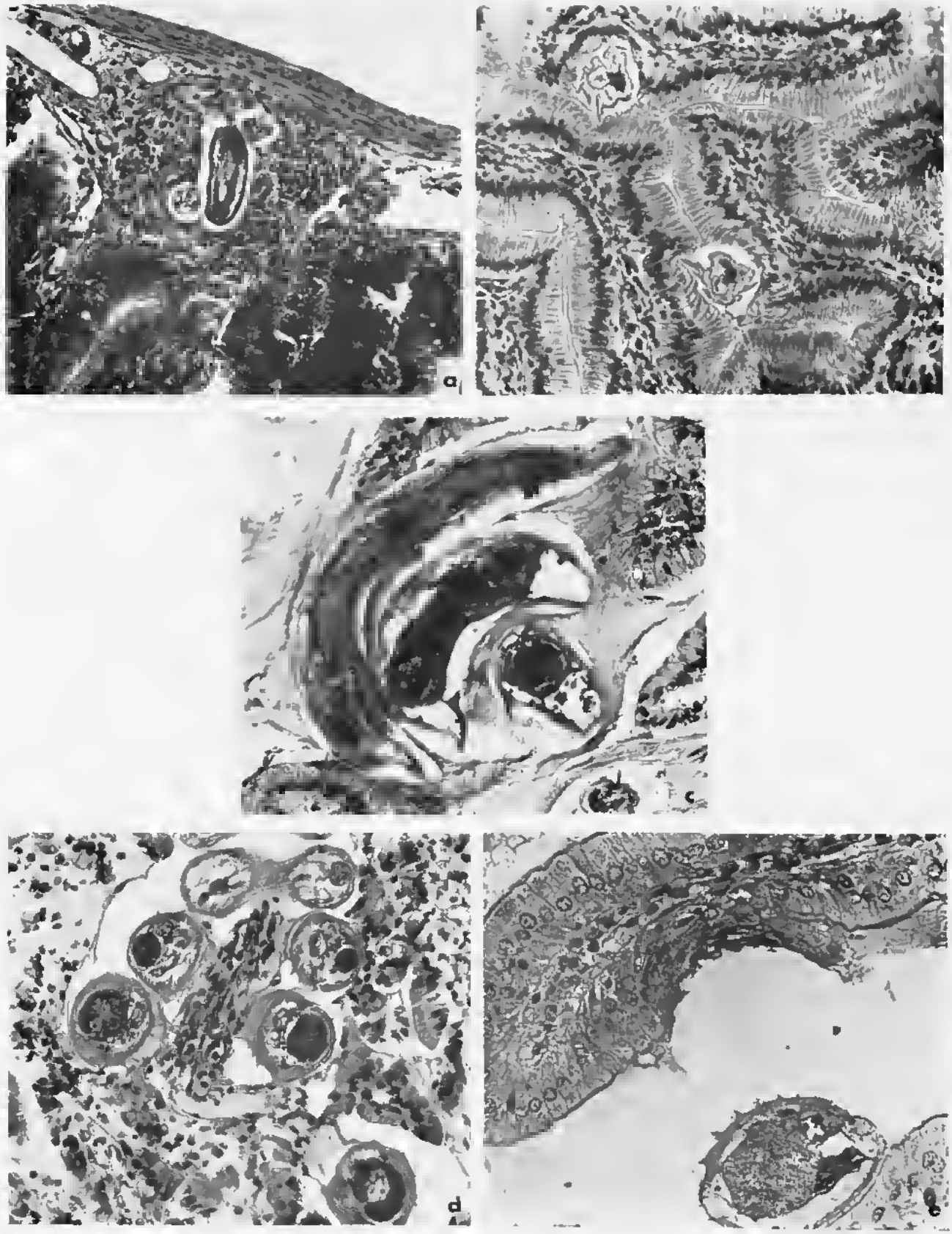
b) *Neoheligmonella heimi* (Nippostrongylinae) chez un *Praomys jacksoni* de République Centrafricaine. Le Nématode pince la villosité par ses arêtes ventrales-gauches.

c) *Paraheligmonina quartanuda* (Nippostrongylinae) chez un *Funisciurus lemniscatus* de Brazzaville. Le Ver est situé dans le mucus. Il est enroulé sur lui-même et soutenu par sa carène qui joue le rôle d'un « flotteur ».

d) *Viannella lenti* (Viannaiinae) chez un *Galea spixi* du Brésil. Le Ver est enroulé suivant une spire très serrée autour de l'axe conjonctif de la villosité. L'épithélium est détruit.

e) *Heligmosomoides polygyrus* (Heligmosominae) chez un *Apodemus sylvaticus* de France. L'épithélium de la villosité est rétracté par la fixation. Il a conservé les empreintes des arêtes du Nématode.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Cette classification permet une diagnose facile des genres, mais ne tient aucun compte du synlophe. Cependant, par rapport aux auteurs précédents, c'est le premier qui tente une classification non plus horizontale, mais verticale, faisant intervenir le degré d'évolution des différents genres.

L'analyse des Héligmosomes va nous montrer que la valeur évolutive des caractères proposés par Chahaud se vérifie, mais la même évolution se répète à l'intérieur de chaque lignée, parfois même à l'intérieur d'un seul genre. On ne peut pas considérer l'ensemble des Trichostrongyloidea comme une seule lignée homogène, et il devient nécessaire de trouver d'autres éléments plus caractéristiques de chacune des lignées.

4) Mawson, conservant au genre *Longistriata* un sens très large, s'appuie sur trois caractères, qui sont pour elle, par ordre d'importance : *a*) la longueur de la côte dorsale ; *b*) la symétrie ou l'asymétrie de la bourse caudale ; *c*) les ailes latérales.

Les inconvénients de ce système sont, à notre avis, les suivants : *a*) le genre *Longistriata* reste un genre très hétérogène, regroupant des espèces très différentes les unes des autres ; *b*) le raccourcissement de la côte dorsale est un élément qui se répète dans chaque lignée ; *c*) la symétrie de la bourse caudale se révèle un caractère d'une importance très secondaire.

Nous allons chercher dans la suite de ce travail à montrer que l'évolution du synlophe paraît être le seul élément qui permette de tenter une classification évolutive du groupe.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

ANALYSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

A. — EXTRÉMITÉ ANTÉRIEURE

La capsule buccale des Strongles s'atrophie chez les Trichostrongyloidea, et ce sont les formes qui conservent encore des structures chitinoïdes buccales qui sont les plus primitives. Cet élément morphologique a une grande valeur, mais, dans le cas particulier des Héligmosomes, il ne peut pas être utilisé, car, pratiquement chez toutes les espèces, il est totalement atrophié.

L'appareil sensoriel céphalique, de grande importance dans la classification des Nématodes Secernentea, est lui aussi relativement constant chez les Trichostrongyloidea (cf. Puylaert, 1967) et, ici encore, les Héligmosomes se révèlent trop homogènes entre eux pour que de tels caractères puissent être utilisés.

L'œsophage, la place respective de l'anneau nerveux, du pore excréteur et des deirides paraissent également n'avoir qu'une valeur ne dépassant pas le niveau spécifique, car les variations entre les différents genres ne sont pas caractéristiques. Dans certains cas, la forme des deirides pourrait être utilisée (par exemple, deirides sétiformes chez les genres *Heligmosomum* et *Heligmosomoides*, en forme de coupole chez le genre *Neoheligmonella*), mais ce caractère est d'un maniement difficile, car les deirides sont très petites et difficiles à observer. De plus, il ne paraît pas suffisant pour caractériser les genres, car, dans la plupart des cas, les deirides sont punctiformes.

La vésicule céphalique, très homogène dans tout le groupe, ne présente pas de valeur systématique particulière.

En conclusion, l'extrémité antérieure, dont l'étude a une importance prédominante dans la classification de presque tous les groupes de Nématodes parasites, se révèle donc finalement ici très peu utilisable.

B. — EXTRÉMITÉ POSTÉRIEURE DE LA FEMELLE

1) La monodelphie est par définition commune à tout le groupe, mais nous avons cependant quelques espèces parasites de Xénarthres chez lesquelles l'atrophie de la branche utérine postérieure n'est pas totale, ce qui sera considéré, bien entendu, comme un caractère primitif. Dans le même ordre d'idées, on peut estimer que la migration de la vulve vers une position de plus en plus postérieure (indiquant donc une adaptation à la monodelphie de plus en plus complète) est un caractère d'espèces spécialisées.

2) La structure de l'ovéjecteur est très constante ; tout au plus, peut-on noter l'allongement de l'organe, en corrélation, semble-t-il, avec l'allongement des spicules du mâle chez certaines formes spécialisées.

3) Beaucoup d'espèces de très petite taille ont des œufs relativement grands et en nombre très réduit. Il s'agit pour nous d'espèces primitives, car l'hypertrophie de l'utérus est un élément connu de l'adaptation à la vie parasitaire.

Source : MNHN, Paris

4) La présence d'une épine sur la queue de la femelle, considérée comme caractère primitif, n'est pas de grande utilité dans ce groupe, du fait qu'elle n'existe que dans 2 lignées (Impalaiinae, et Heligmosominae).

L'étude de l'extrémité postérieure de la femelle n'apporte donc finalement que des indications fragmentaires et peu utilisables pour construire la classification des Héligmosomes.

C. — EXTRÉMITÉ POSTÉRIEURE DU MÂLE

1) Les pièces chitinoïdes accessoires — gubernaculum, pièce impaire, telamon — ont été assez souvent utilisées à un niveau supraspécifique, et c'est à notre avis une cause d'erreur importante, car il ne s'agit que d'épaississements chitinoïdes de la paroi rectale ou de la gaine des spicules ; leur appréciation peut être extrêmement subjective et dépend essentiellement du liquide éclaircissant employé pour leur étude.

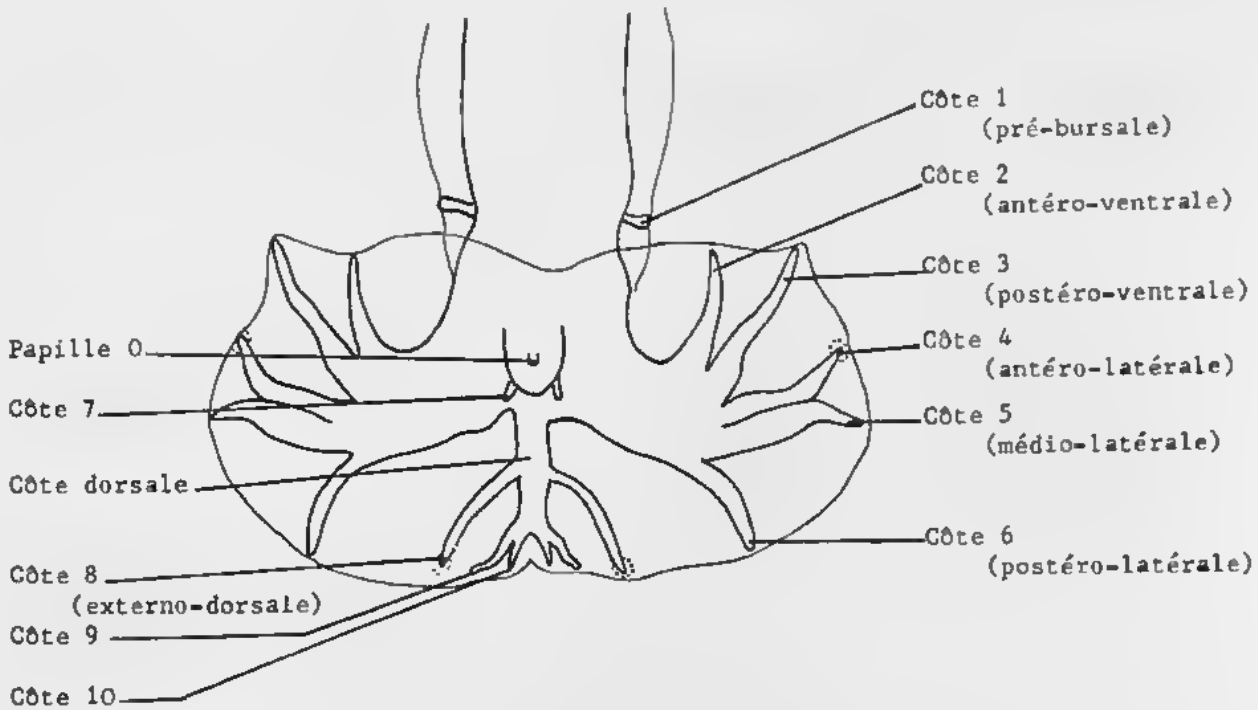


Fig. 3. — Bourse caudale. Vue ventrale.

2) Les spicules ont une valeur spécifique très considérable, à condition d'être isolés après dissection et figurés, quand cela est nécessaire, sous différentes incidences ; en effet, leur extrémité distale, qui est la plus caractéristique, est illisible, même avec les éclaircissants les plus puissants, quand elle est comprimée dans la gaine. La valeur des spicules au niveau générique ou supra-générique est moindre. Nous pouvons confirmer l'idée que les spicules courts et complexes se rencontrent chez les formes primitives, que les spicules longs et fins sont une hyper-évolution, et non, comme on pourrait le croire, un caractère primitif (cf. Chabaud, 1959). Nous trouvons cette évolution souvent à l'intérieur d'un même genre, ce qui indique bien la valeur spécifique, plutôt que générique, de cet organe.

3) La bourse caudale. Nous emploierons la nomenclature de Chabaud et coll., 1970.

La symétrie de la bourse caudale constitue un élément très apparent, sur lequel ont été fondées beaucoup de divisions génériques. C'est à notre avis une erreur, car l'asymétrie est une évolution fréquente dans un grand nombre de lignées, et n'a donc pas de valeur supra-spécifique. Même au niveau

Source : MNHN, Paris

spécifique, et lorsqu'elle est légère, l'asymétrie a peu de valeur, car elle varie parfois d'un spécimen à l'autre.

L'évolution générale de la bourse caudale s'est révélée conforme à ce qui a été indiqué par Chabaud, 1959, c'est-à-dire qu'au cours de l'évolution, le lobe dorsal tend à se raccourcir, tandis que les lobes ventraux tendent à une hypertrophie relative, mais, comme pour les spicules, cette évolution s'effectue à l'intérieur d'un genre, ce qui rend la comparaison entre deux genres incertaine. Ce caractère est donc insuffisant pour bâtir une classification générale.

La longueur des côtes 4 (cf. Chabaud et coll., 1970) varie selon les lignées ; mais elle est plus fréquemment courte chez les lignées anciennes et peut, par là, avoir une certaine valeur au niveau générique.

Le niveau où s'effectue la division de la côte dorsale s'est révélé un caractère important, car il a permis de séparer les deux branches d'une lignée, lorsque chacune d'elles évolue dans un continent différent. Nous ne savons pas exactement par quels processus l'extrémité caudale d'un *Rhabditis* s'est transformée en bourse caudale de Strongylide et il est difficile d'affirmer que la division profonde de la côte dorsale est un caractère primitif.

Il apparaît donc clairement, à la fin de cette rapide analyse, que les caractères utilisés habituellement dans la systématique des Nématodes ne donnent pas satisfaction dans le cas des Héligmosomes, du fait que le groupe est beaucoup trop homogène. L'utilisation de cet ensemble de caractères, et en particulier de ceux de la bourse caudale, permet de séparer et de définir les espèces, mais non de comprendre l'évolution générale du groupe, du fait que les divisions génériques et supra-génériques sont arbitraires et créées pour de simples questions de commodité.

La systématique très élaborée de Skrjabin, Schikhobalova et Schulz, 1954, conduit ainsi à admettre 4 sous-familles, 11 tribus, 43 genres, et n'empêche pas de placer dans un même ensemble des formes aussi différentes qu'*Heligmosomum*, *Adolpholutzia*, *Nippostrongylus* et *Tricholinstowia*.

Les arêtes cuticulaires et les ailes latérales ont été utilisées à différentes reprises : *a*) soit à tort, pour séparer certains genres, qui étaient considérés comme en étant dépourvus ; *b*) soit à juste titre, pour caractériser le genre *Brevistriata* (arêtes interrompues) et surtout le genre *Heligmonina*, que Baylis, 1928, a distingué du genre *Heligmonella*, par la présence d'une grande aile gauche.

Malheureusement, l'étude des arêtes cuticulaires ne peut être faite que sur coupe transversale du corps, et la connaissance de cet appareil est restée très imprécise.

Ayant constaté la valeur spécifique très précise des arêtes cuticulaires, nous en avons poursuivi l'étude, sans grand espoir d'y trouver une valeur générique, car il s'agit d'un appareil hautement adaptatif, donc, vraisemblablement, très sensible aux convergences. L'expérience nous a rapidement montré, au contraire, que cet appareil est très caractéristique de tel ou tel groupe d'hôtes, et permet même de séparer facilement les parasites de Rongeurs anciens de ceux des Rongeurs relativement récents.

Nous sommes alors arrivée à la notion que c'est précisément l'évolution de cet appareil qui constitue le meilleur fil directeur pour comprendre la phylogénie des Héligmosomes et pour définir les taxons supra-spécifiques. Nous devons donc en faire une étude détaillée.

D. — SYNLOPHE

Avant d'aborder cette étude, il est nécessaire de définir certains termes auxquels nous avons attribué une signification précise, et d'autres que nous avons dû créer pour abréger l'écriture.

— *Arête :* Ligne cuticulaire longitudinale saillante, soutenue par un squelette chitinoïde interne, apparaissant, en coupe transversale, sous la forme d'une épine.

— *Comorête :* Arête très développée, résultant de la fusion de plusieurs arêtes.

— *Crête :* Ligne cuticulaire longitudinale (ou parfois oblique), sans soutien chitinoïde interne.

— *Carène :* Formation cuticulaire longitudinale située à gauche du corps, apparaissant, en coupe transversale, sous forme d'une grosse vésicule, très généralement soutenue par l'arête latérale gauche et l'arête dorsale adjacente, toutes deux hypertrophiées.

Source : MNHN, Paris

— *Synlophe :* Appareil de fixation constitué par l'ensemble des arêtes, ou des crêtes cuticulaires longitudinales ou obliques, présentes sur le corps de nombreux Trichostrongyloïdes et, en particulier, de tous les Héligmosomes.

— *Gradient de taille des arêtes :* C'est un gradient transversal qui, par définition, sera toujours décroissant.

— *Axe d'orientation des arêtes :* En coupe transversale, la pointe des arêtes est soit dirigée perpendiculairement à la paroi du corps, soit obliquement vers la droite ou vers la gauche. En général, il existe un diamètre privilégié, que nous appellerons axe d'orientation des arêtes, séparant les arêtes en deux groupes de direction opposée.

Axe frontal : Le seul dont il sera question dans le texte est l'axe frontal passant par les champs latéraux et orienté de la droite vers la gauche.

— *Coupes transversales du corps :* Toutes les coupes transversales de corps que nous présentons ont la même orientation : l'animal est vu de l'arrière, la face, anatomiquement ventrale, physiologiquement interne, est située en bas ; la face, anatomiquement gauche, physiologiquement postérieure, est située à gauche.

Pour concevoir l'accrochage à la muqueuse intestinale, étant donné l'enroulement senestre du Ver, il faudra donc imaginer la villosité appliquée sur le bas de chaque coupe et l'extrémité antérieure du Ver (fond de la muqueuse) se trouvant à droite de la figure (cf. fig. 1).

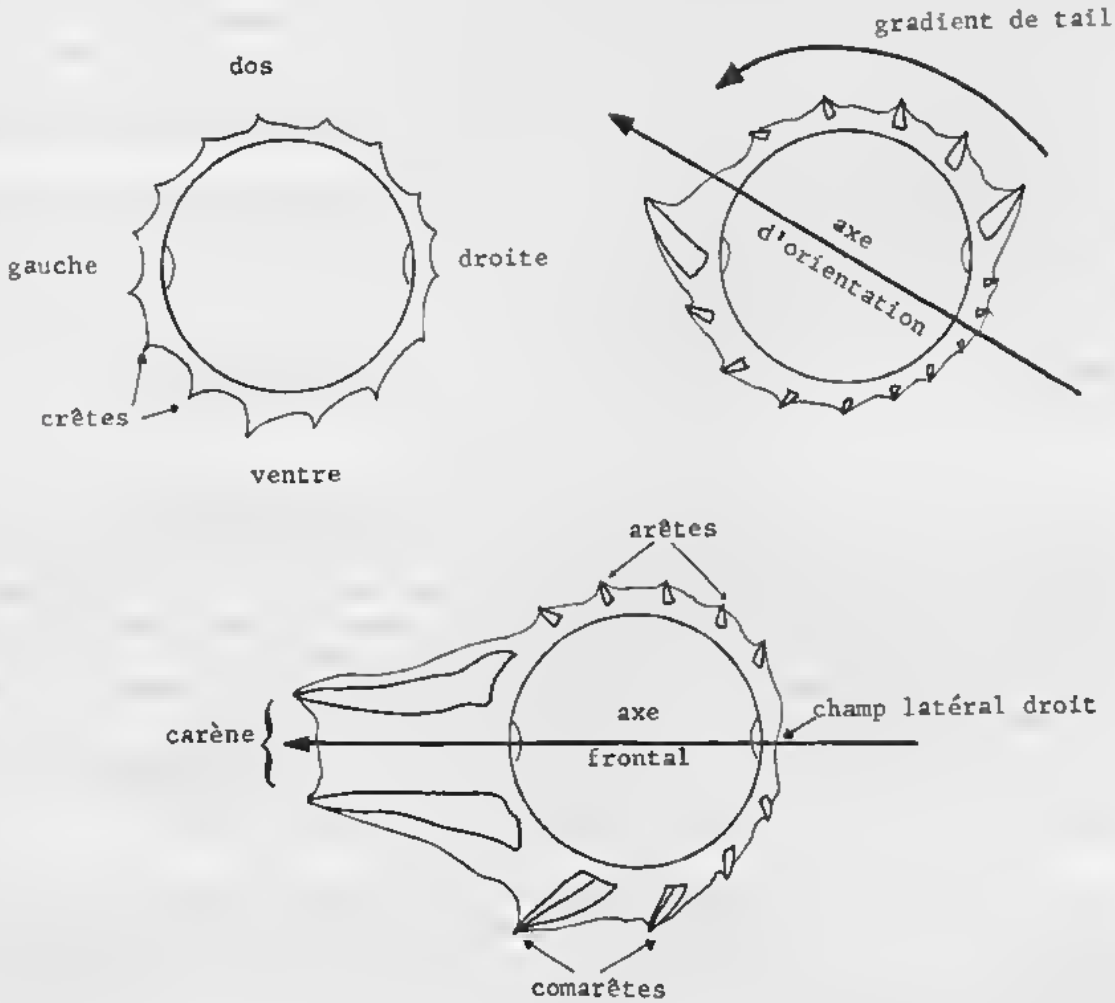


Fig. 4.

Source : MNHN, Paris

Les éléments qui caractérisent un synlophe et leur évolution sont les suivants [1] :

1) *Nombre d'arêtes*

Le nombre d'arêtes varie de 3 à 50, ou plus. L'évolution s'effectue par un accroissement du nombre d'arêtes. Les arêtes ventrales et ventrales-gauches sont les plus fonctionnelles, du fait que le corps est enroulé en spire sénestre le long de sa ligne ventrale (cf. fig. 1). Elles se développent en premier lieu, mais un phénomène très général conduit le Ver à rétablir une symétrie nouvelle et les arêtes dorsales et dorsales-droites se développent secondairement.

Une exception assez fréquente à cette règle de l'accroissement du nombre des arêtes au cours de l'évolution est due à la formation d'une ou plusieurs comarêtes (fig. 4).

2) *Orientation des arêtes* (fig. 5)

En coupe transversale, la direction vers laquelle tend la pointe des arêtes est un élément particulièrement important, puisque c'est lui qui rend l'appareil fonctionnel et permet la progression du Ver vers l'avant.

Son évolution est la suivante : chez les formes primitives (Impalaiinae), il n'y a pas d'orientation privilégiée. La pointe des arêtes est dirigée perpendiculairement à la paroi du corps. L'étape suivante est constituée par la lignée parasite des Xénarthres (Moennigiinae), où la pointe des arêtes est orientée du ventre vers le dos, avec conservation de la symétrie primitive bilatérale. L'axe d'orientation est alors confondu avec l'axe sagittal. On assiste ensuite à une évolution progressive qui va aboutir à une rotation de l'axe d'orientation jusqu'à environ 80°. Les étapes de ce phénomène sont les suivantes :

— Heligmonellinae : rotation d'environ 30° (*Heligmonella spira*), avec un axe d'orientation dirigé de la ligne ventrale, ventrale-droite, vers la ligne dorsale, dorsale-gauche, ou plus souvent de 45°, allant de la ligne ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche.

— La plupart des Nippostrongylinae : rotation d'environ 60°, avec un axe d'orientation allant de la ligne droite, ventrale-droite, vers la ligne gauche, dorsale-gauche.

— Pudicinae, Brevistriatinae : rotation d'environ 70-80°, donc avec un axe d'orientation presque frontal allant de la ligne droite vers la ligne gauche.

— Il existe aussi quelques formes hyperspécialisées : Vexillatinae, certains Nippostrongylinae et Heligmosominae, où une nouvelle symétrie dorso-ventrale est complètement réalisée.

3) *Taille des arêtes*

Le synlophe des Héligmosomes se constitue tantôt à partir d'ancêtres n'ayant pas d'ailes latérales et, dans ce cas, les arêtes restent généralement toutes de même taille, ou bien il y a seulement une hypertrophie des arêtes les plus fonctionnelles, c'est-à-dire les ventrales-gauches (Impalaiinae, Moennigiinae, Viannaiinae, Vexillatinae, Longistriatinae, Heligmosominae) ; tantôt à partir d'ancêtres ayant probablement des ailes latérales, et les arêtes les plus grandes sont d'abord la droite et la gauche. On constate ensuite, peut-être par induction progressive, un développement des arêtes sur la face ventrale (d'abord les ventrales-gauches, puis les ventrales-droites), entraînant un gradient de gauche à droite, alors que, sur la face dorsale, le gradient est inversé (de droite à gauche).

Cette disposition, réalisée surtout chez les Heligmonellinae, tend à être remplacée par une symétrie par rapport à l'axe frontal, si bien que beaucoup de Nippostrongylinae ont des formes avec des gradients de taille mal définis, ou bien les gradients deviennent latéro-médians.

1. D'une façon générale, il n'existe pas de dimorphisme sexuel en ce qui concerne le synlophe. Le diamètre de la femelle étant supérieur à celui du mâle, elle possède parfois quelques arêtes de plus que ce dernier. Cependant, dans deux cas, contrairement à la règle chez les Nématodes, le synlophe du mâle est plus évolué que celui de la femelle : dans le genre *Heligmonina*, l'arête gauche atteint près de 3 fois le diamètre du corps chez le mâle, seulement 1 fois et demi chez la femelle. Dans le genre *Metheligmonella*, le mâle présente une symétrie dorso-ventrale presque parfaite, tandis que, chez la femelle, l'axe d'orientation est encore incliné à 80°.

Source : MNHN, Paris

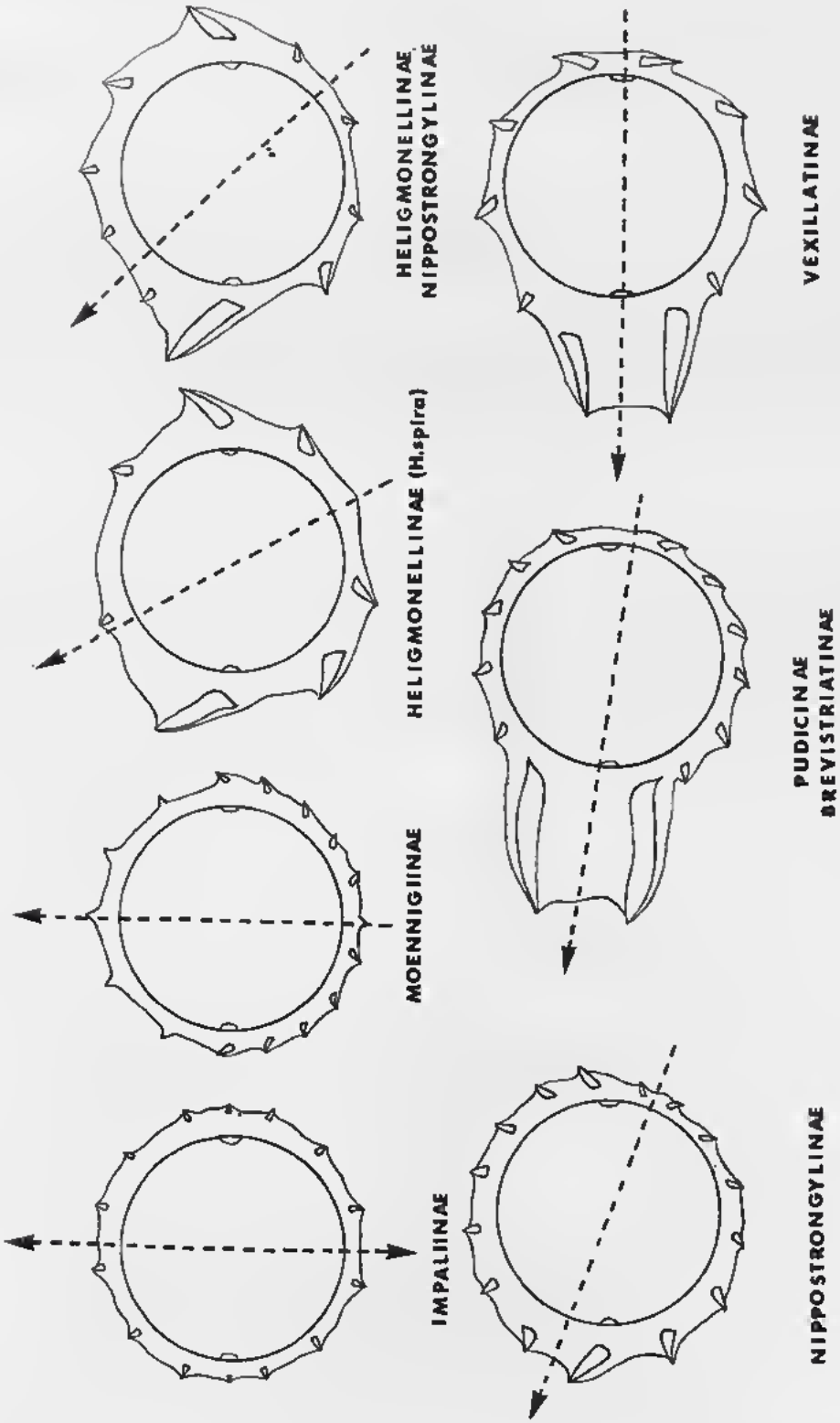


Fig. 5. — Axes d'orientation des arêtes.

Source : MNHN, Paris

Cette tendance au rétablissement de la symétrie par rapport à l'axe frontal apparaît très clairement dans le cas où une comarête se constitue ventralement ; une formation analogue apparaît sur la face dorsale (*Paraheligmonina paratheruri* par exemple, fig. 49 b).

La symétrie dorso-ventrale ou sub-dorso-ventrale est atteinte surtout chez les Pudicinae et les Brevistriatinae. Dans la lignée Nippostrongylinae, elle n'est atteinte que rarement (*Metheligmonella*), ou se trouve réalisée chez des formes hyperévoluées où les arêtes deviennent nombreuses, petites et égales entre elles (*Stilestrongylus*).

Il y a lieu de remarquer que, dans les premières lignées issues d'ancêtres sans ailes latérales, l'axe de symétrie, en ce qui concerne le nombre et la taille des arêtes, coïncide avec l'axe d'orientation de la pointe de celles-ci. Au contraire, dans les lignées qui ont des ancêtres pourvus d'ailes latérales, la place des deux premières arêtes semble déterminée, et on constate souvent une dissociation de l'axe de symétrie concernant le nombre, la taille et la place des arêtes, et de l'axe d'orientation de la pointe des arêtes.

En conclusion, l'étude du synlophe se révèle beaucoup plus riche en indications phylogéniques que ne l'est l'ensemble de tous les autres caractères morphologiques.

Grâce au synlophe, on peut distinguer un certain nombre de lignées parfaitement distinctes et une évolution répondant à des règles générales assez stables à l'intérieur de chaque lignée.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

DÉMEMBREMENT DES HÉLIGMOSOMES EN DIFFÉRENTES LIGNÉES ET HYPOTHÈSES SUR L'ÉVOLUTION DE CES LIGNÉES D'APRÈS L'ÉTUDE DU SYNLOPHE

A. — ÉTUDE DES SYNLOPHES LARVAIRES

Comme nous avons pu l'observer sur coupes histologiques, les 4e stades larvaires vivent enroulés autour d'une villosité intestinale. Ils présentent un appareil de fixation caractérisé par les mêmes éléments (nombre, orientation, taille) que chez les adultes, mais l'intérêt de leur étude réside dans le fait que ces éléments sont plus primitifs que ceux des adultes correspondants.

Les 4e stades larvaires que nous avons pu recueillir au cours d'autopsies sont en nombre assez limité. Quatorze espèces appartenant à cinq sous-familles ont pu être étudiées.

1) Lignée Moennigiinae

— *Moennigia* sp. [1] chez *Dasypus novemcinctus*

2) Lignée Pudicinae

— *Pudica cercomysi* (Durette-Desset et Tcheprakoff, 1969)

3) Lignée Brevistriatinae

— *Paraheligmonina* sp. [1] chez *Atherurus africanus*
— *Paraheligmonina* sp. [1] chez *Funisciurus lemniscatus*
— *Paraheligmonina gracilis* (Leuckart, 1842)

4) Lignée Nippostrongylinae

— *Tenorastrongylus speciosus* (Konno, 1958)
— *Nippostrongylus rysavyi* (Erhardova, 1959)
— *Nippostrongylus brasiliensis* (Travassos, 1914)
— *Neoheligmonella* sp. [1] chez *Arvicanthis niloticus*
— *Heligmonina thamnomysi* (Durette-Desset, 1966 b)
— *Metheligmonella petteri* (Desset, 1964)

1. Le 4e stade larvaire ne peut être rapporté à une espèce déterminée, lorsque l'hôte héberge des parasites congénères.

Source : MNHN, Paris

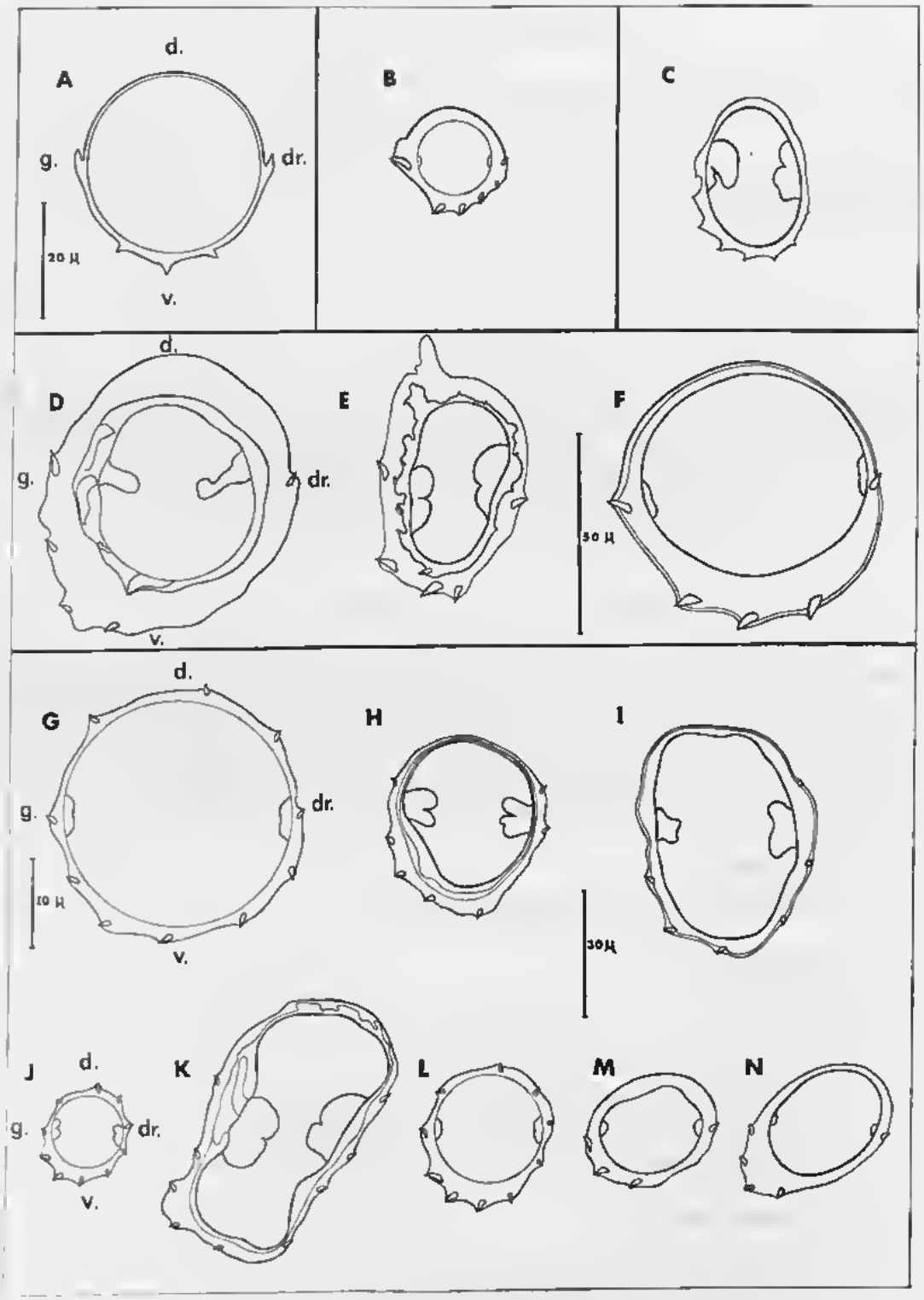


FIG. 6. — *Syniophes larvaires.*

Toutes les espèces sont coupées transversalement au milieu du corps. Les figures D, E, H, K représentent des adultes encore enfermés dans la cuticule du 4e stade. On remarquera la formation de la carène (figure D) et de la grande arête gauche caractéristique du genre *Heligmonina* (figure K).

Lignée Moennigiinae : A, *Moennigia* sp. chez *Dasypus* ; lignée Pudicinae : B, *Pudica cercomysi* ; lignée Heligmosominae : C, *Heligmosomoides polygyrus* ; lignée Brevistriatinae : D, *Paraheligmonina* sp. chez *Atherurus* ; E, *Paraheligmonina* sp. chez *Funisciurus* ; F, *Paraheligmonina gracilis* ; lignée Nippostrongylinae : G, *Tenorastrongylus speciosus* ; H, *Nippostrongylus rysavyi* ; I, *Nippostrongylus brasiliensis* ; J, *Neoheligmonella* sp. chez *Arvicanthis* ; K, *Heligmonina thamnamysi* ; L, *Metheligmonella petteri* ; M, *Hassalstrongylus hoineffae* ; N, *Stilestrongylus freitasi.*

Source : MNHN, Paris

— *Hassalstrongylus hoineffae* (Durette-Desset, 1969 a)
— *Stilestrongylus freitasi* Durette-Desset, 1968 c

5) Lignée Heligmosominae

— *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845)

Les éléments intéressants, du point de vue évolutif, sont les suivants :

1) Les arêtes ventrales ou ventrales-gauches apparaissent les premières. Il n'y a pas de gradient de taille des arêtes, mais, d'une façon générale, ce sont les ventrales-gauches, physiologiquement les plus fonctionnelles, qui sont les plus développées.

Les arêtes dorsales, qui physiologiquement sont moins fonctionnelles, n'apparaissent que secondairement, ce qui rétablit une nouvelle symétrie.

2) Chez les Pudicinae et les Brevistriatinae, le synlophe larvaire montre que la formation de la carène se fait à partir de formes ayant une arête droite et une arête gauche. Son apparition est donc secondaire.

3) Dans la lignée Moennigiinae, le synlophe larvaire possède la symétrie bilatérale normale que l'on retrouve chez l'adulte.

Dans les autres lignées, chez les espèces où le nombre d'arêtes permet d'en juger, l'obliquité de l'axe d'orientation est plus ou moins prononcée selon les espèces, et celui-ci tend à devenir frontal. Le même phénomène est observé chez les adultes (fig. 5).

Bien que l'étude de ces synlophes larvaires ne nous donne que des indications partielles, la comparaison entre le 4e stade et l'adulte correspondant apporte donc des éléments intéressants pour préciser l'évolution à l'intérieur de chacune des lignées.

Par contre, la comparaison des 4e stades larvaires de genres différents reste difficile à faire. Ceci tient au fait que les 4e stades larvaires ne se trouvent pas tous, en réalité, au même stade de développement. Tout dépend de la croissance ultérieure. Par exemple, chez *Paraheligmonina*, et *Stilestrongylus*, les synlophes larvaires sont identiques (fig. 6 D, N). Mais, alors que chez tous les trois, la taille des adultes est sensiblement la même, chez *Paraheligmonina*, les larves du 4e stade sont très développées et l'adulte qui en sortira grandira peu. Par contre, chez les deux autres genres, les 4e stades larvaires sont relativement petits et l'adulte grandira beaucoup. Le 4e stade larvaire de *Paraheligmonina*, qui a presque terminé sa morphogénèse, est donc en réalité plus avancé dans son développement que les deux autres.

B. — HYPOTHÈSES SUR L'ÉVOLUTION DU SYNLOPHE

Si nous reprenons les indications fournies par l'étude morphologique du synlophe des larves et des adultes, et en tenant compte également de l'évolution plus ou moins complète de l'appareil de fixation vers une symétrie néo-formée plus fonctionnelle, il est possible d'individualiser un certain nombre de lignées distinctes et de constater l'existence d'une évolution à l'intérieur de chacune de ces lignées.

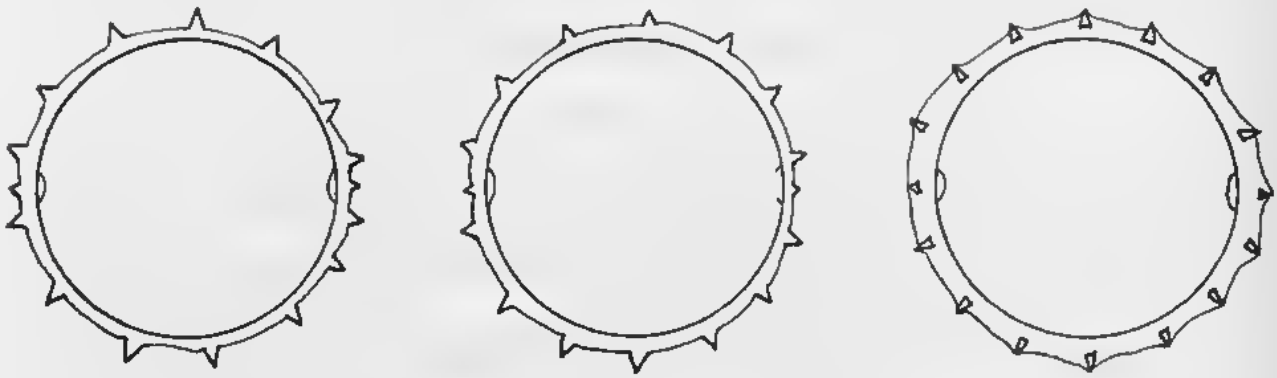
Il va apparaître immédiatement que chaque lignée est caractéristique d'un groupe d'hôtes déterminé. Nous croyons pouvoir individualiser les lignées suivantes :

1) *Lignée Impalaia*

Il s'agit d'un synlophe identique à celui qui caractérise les Trichostrongylides du genre *Molineus*. Les arêtes sont petites, égales entre elles et orientées perpendiculairement à la paroi du corps.

Source : MNHN, Paris

Nous ne connaissons que deux genres d'Héligmosomes dans cette lignée : l'un est parasite d'un Rongeur Bathyergidé, et l'autre de Bovidés, alors que les ancêtres du genre *Molineus* sont largement répandus chez les Carnivores et les Insectivores primitifs.

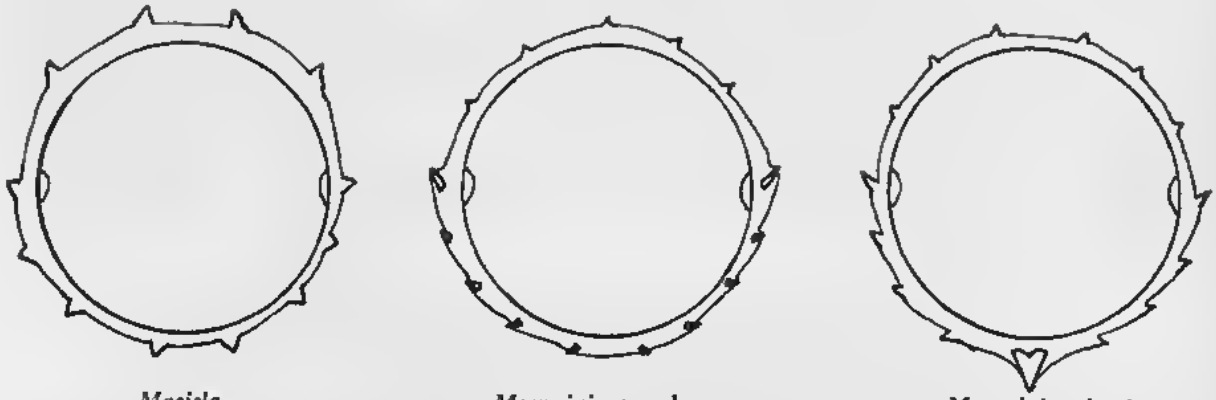


Molineus *Ortleppstrongylus* *Impalaia*

Fig. 7.

2) *Lignée Moennigia*

Il s'agit d'une lignée qui conserve tout au long de son évolution la symétrie bilatérale primitive. Elle n'est connue que chez les Xénarthres. On connaît, chez ces mêmes hôtes, les Trichostrongylides du genre *Maciela*, qui ont un synlophe comparable. L'évolution s'effectue simplement par une orientation de la pointe des arêtes du ventre vers le dos et, chez les formes les plus spécialisées, par une hypertrophie de l'arête ventrale.



Maciela *Moennigia complexus* *Moennigia pintoi*

Fig. 8.

3) *Lignée Viannaia*

Le genre *Viannaia*, parasite de Marsupiaux américains, n'a que trois petites arêtes ventrales ou ventrales-gauches, ayant une pointe orientée du ventre vers la gauche. L'évolution s'effectue par un accroissement du nombre des arêtes ventrales et par l'apparition d'arêtes dorsales symétriques aux ventrales. Cette lignée se différencie avec le genre *Viannella* chez certains Caviomorphes (Chinchillidés, Caviidés, Hydrochoeridés, Cuniculidés), et une espèce existe chez des Cébidés.

Nous ne connaissons pas d'ancêtres Trichostrongylides dans cette lignée.

Source : MNHN, Paris

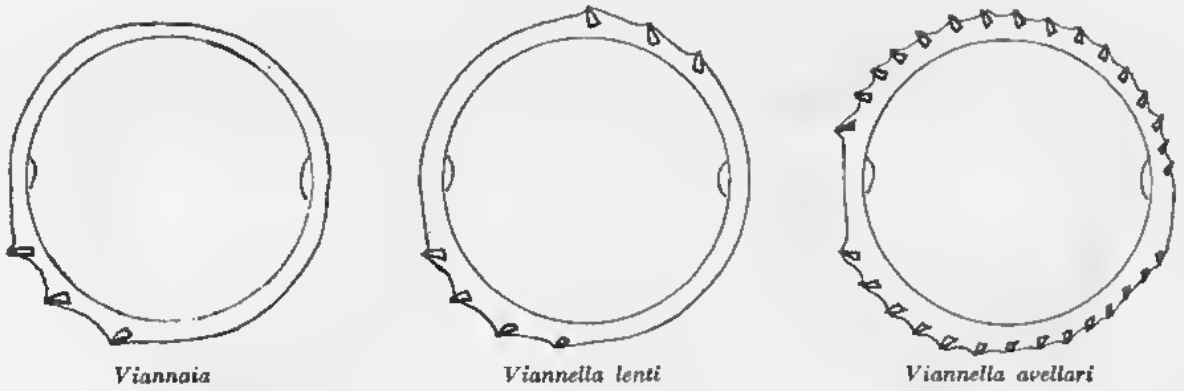


Fig. 9.

4) *Lignée Vexillata*

Les Marsupiaux américains sont parasités par des Trichostrongylides très caractéristiques du genre *Travassostrongylus* possédant de grandes arêtes symétriques par rapport au plan frontal et dont la pointe est orientée de la droite vers la gauche.

Certains Héligmosomes (genre *Vexillata*), exclusivement parasites de Rongeurs Geomyoidea, ont un synlophe du même type, qui a évolué seulement par l'hypertrophie de l'une ou des deux arêtes gauches, qui vont constituer une véritable carène, parfaitement convergente avec celles que nous rencontrerons ultérieurement.

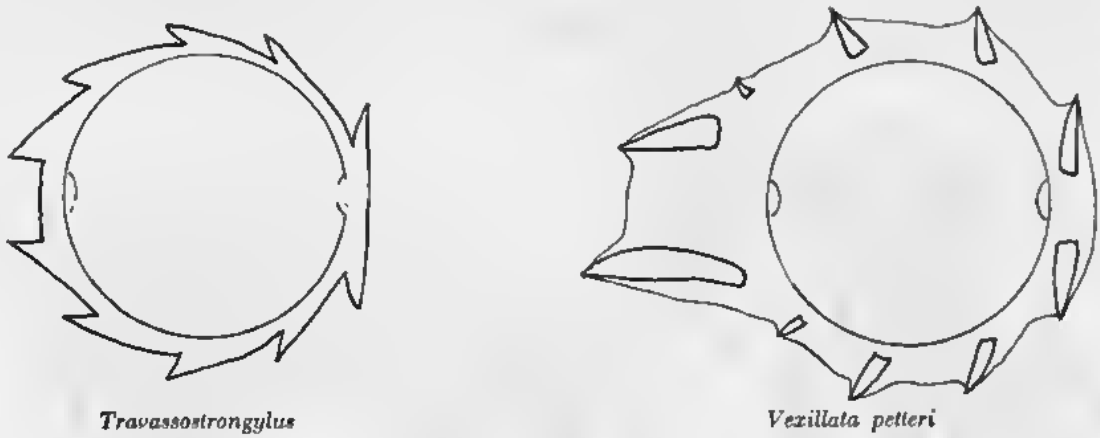


Fig. 10.

5) *Lignée Longistriata*

Il s'agit d'une petite lignée assez riche en espèces, mais homogène, dont nous ne connaissons pas les ancêtres Trichostrongylides. Il y a huit arêtes : quatre dorsales et quatre ventrales, sub-égales. L'axe d'orientation de la pointe des arêtes va de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche.

L'évolution se fait seulement par l'acquisition d'un gradient de taille de droite à gauche pour les deux faces et celle d'un axe d'orientation de plus en plus frontal.

Ce sont des parasites exclusifs des Soricidés.

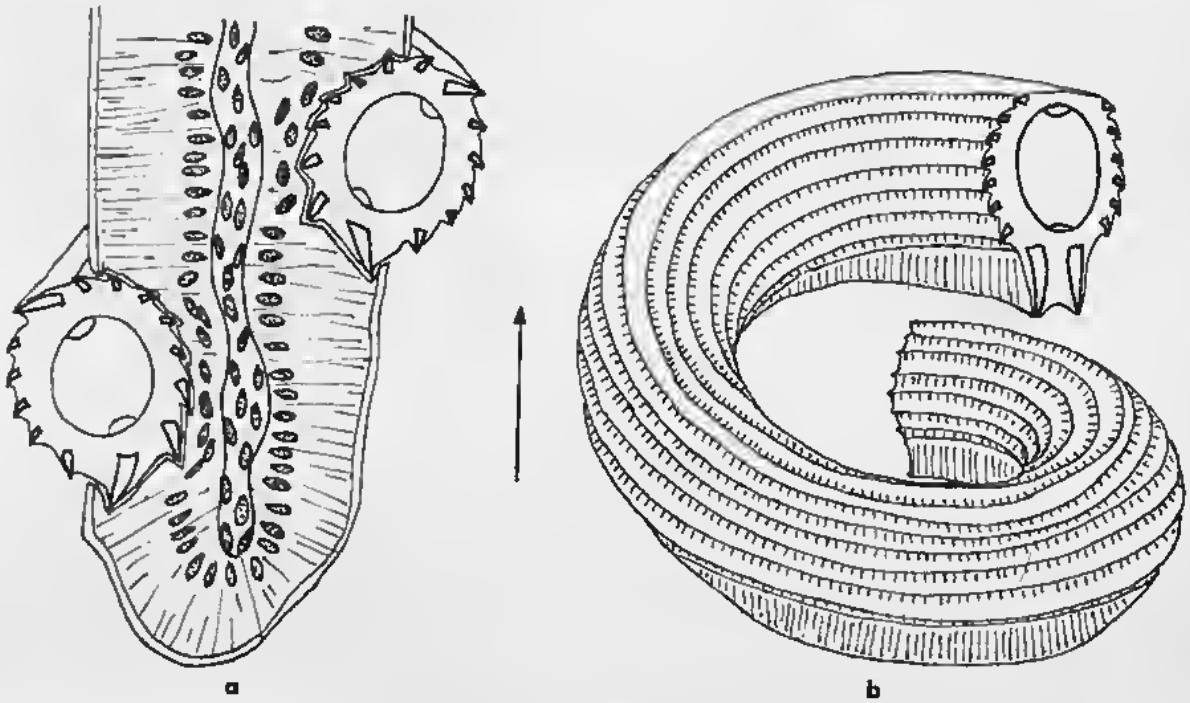
Source : MNHN, Paris

L. depressa *L. confusa*

Fig. 11.

6) *Lignée Heligmonella*

La réussite évolutive de cette lignée a été beaucoup plus grande que celle des précédentes, et elle semble s'être répandue dans le monde entier à deux reprises. Elle se distingue d'emblée des autres par le fait que les ailes latérales imposent au départ deux arêtes principales, une à droite et une à gauche. L'arête gauche est la plus fonctionnelle, et le plan de symétrie physiologiquement le plus efficace n'est pas la symétrie bilatérale normale ; de fait, il apparaît de nouvelles symétries néo-formées : si le Ver possède une carène jouant le rôle de flotteur, un plan de symétrie presque frontal paraît plus parfaitement adapté (fig. 12 b) ; si, au contraire, le Ver s'enroule autour d'une villosité comme une liane autour d'un arbre, c'est un plan passant par l'axe droit ventral-droit, gauche, dorsal-gauche qui sera le plus fonctionnel (fig. 12 a).



a b

Fig. 12.

Source : MNHN, Paris

Nous aurons donc à l'intérieur de cette lignée plusieurs branches évolutives légèrement distinctes.

La forme la plus primitive que nous connaissions est l'*Heligmonella spira*, parasite d'un Rongeur africain archaïque, le *Thryonomys swinderianus*. On y retrouve nettement la symétrie bilatérale, mais l'axe d'orientation est déporté d'environ 30°.

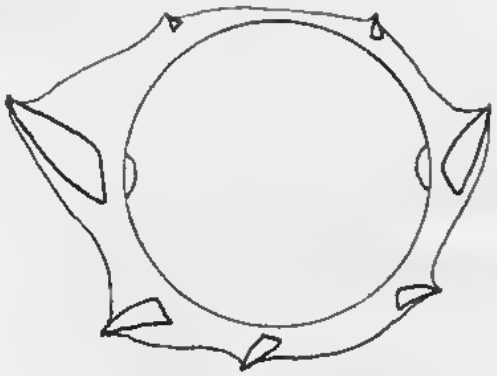
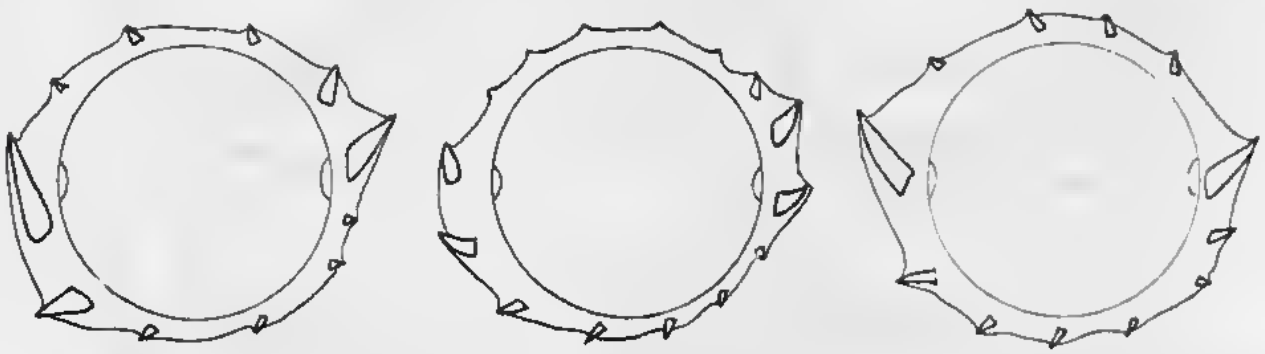


Fig. 13.

Heligmonella spira

Des formes proches, mais déjà plus spécialisées (nombre d'arêtes plus grand, axe d'orientation plus oblique, hypertrophie des arêtes droite et gauche moins poussée), se rencontrent dans le monde entier chez des Mammifères d'apparition ancienne : genre *Heligmonella* en Afrique, chez un Hystricidé, dans les régions paléarctique et orientale, chez les Lagomorphes ; genre *Tricholinstowia* dans la région paléarctique, chez les Talpidés ; genre *Paraheligmonella* en Amérique du Sud, chez les Échimyidés.



Heligmonella *Tricholinstowia* *Paraheligmonella*

Fig. 14.

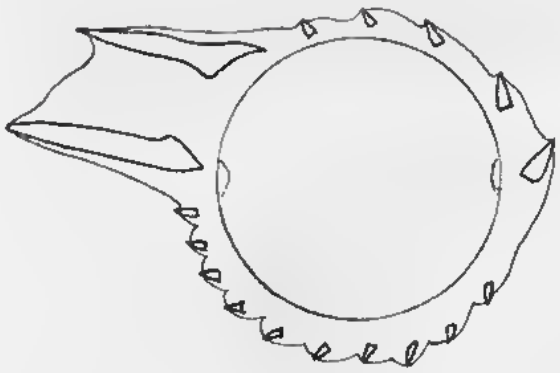
A partir de ce groupe de base, deux branches principales paraissent avoir pris naissance et s'être diversifiées exclusivement chez les Rongeurs.

a) *Première branche évolutive :* Elle semble avoir évolué précocement car elle ne se trouve que chez les Rongeurs d'apparition ancienne : Caviomorphes, Gliridés, Hystricidés, Sciuridés. L'évolution morphologique aboutit à la constitution d'une carène, véritable organe spécialisé paraissant jouer le rôle d'un flotteur.

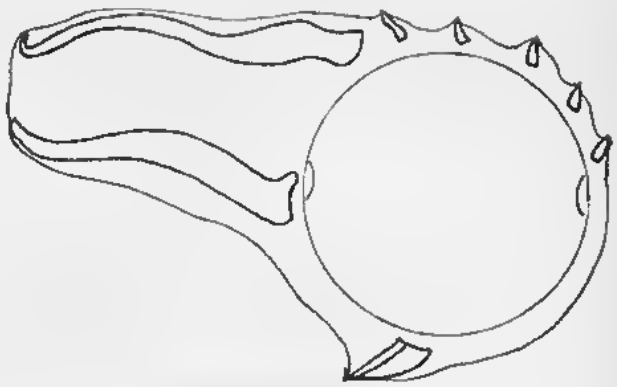
Nous distinguons, dans cette explosion évolutive ancienne, deux grands rameaux : le premier se trouve en Amérique du Sud, chez les Caviomorphes et les Sciuridés (avec, cependant, une espèce en Amérique du Nord). Il comprend les genres *Heligmostrongylus*, *Pudica*, *Pseudoheligmosomum* et *Sciurodendrium*, qui forment la sous-famille des Pudicinae.

Le second s'est diversifié de façon parallèle dans le Vieux Monde, surtout chez les Rongeurs des

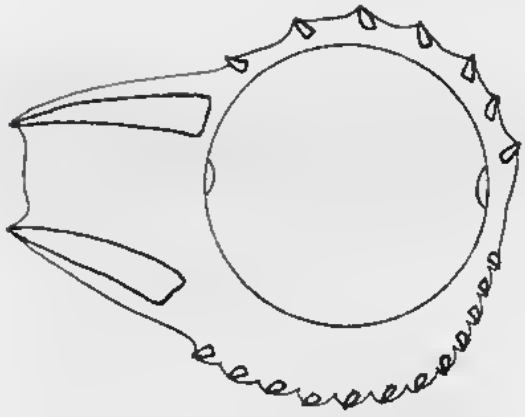
Source : MNHN, Paris



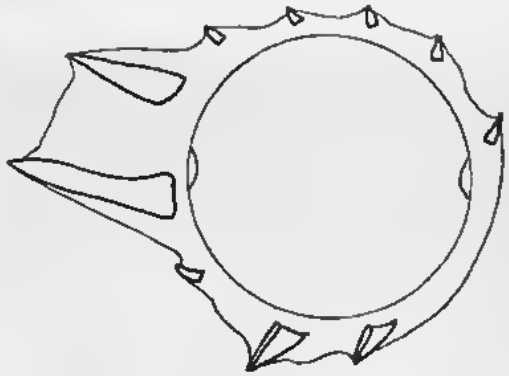
Paraheligmonina paratrifurcata



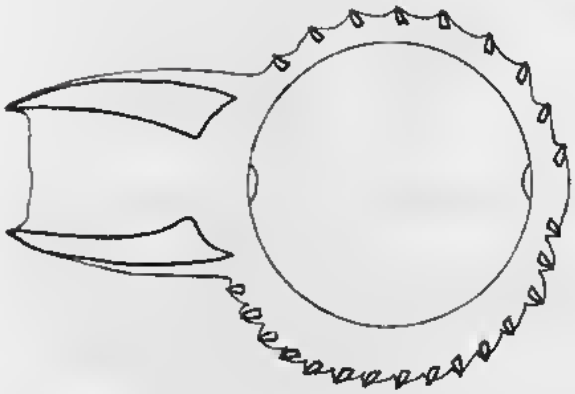
Cordicauda cordicauda



Paraheligmonina paradami

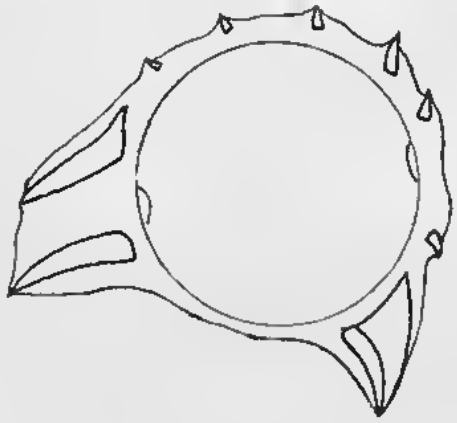


Pudica petterae



Paraheligmonina tcheprakovae

Fig. 15.



Paraheligmonina quartanuda

Fig. 16.

Source : MNHN, Paris

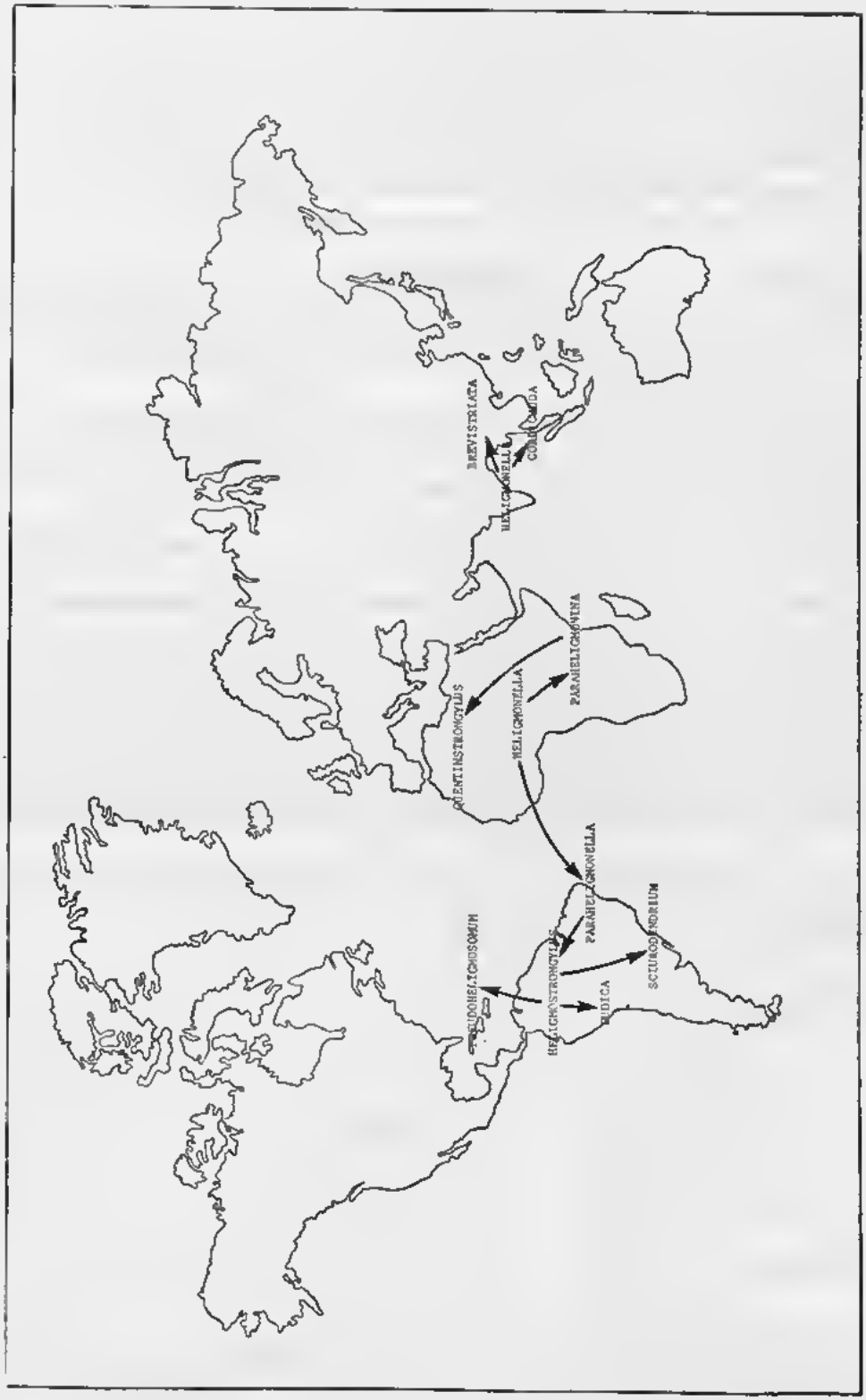


Fig. 17. — Répartition des genres de la première poussée évolutive de la lignée *Heligmonella* (*Heligmonellinae*, *Pudicinae*, *Brevistriatinae*).

Source : MNHN, Paris

régions chaudes d'Afrique et d'Asie. Il comprend le genre *Cordicauda* chez les *Hystrix* extrême-orientaux, le genre *Paraheligmonina*, chez les Hystricidés et les Sciuridés éthiopiens avec, cependant, une espèce chez les Gliridés paléarctiques, le genre *Brevistriata*, chez les Sciuridés orientaux, et *Quentinstrongylus*, chez les Gliridés éthiopiens (fig. 17).

L'évolution de ce groupe est très homogène, dans l'Ancien comme dans le Nouveau Monde. Si nous prenons, par exemple, le genre *Paraheligmonina*, cette évolution s'effectue par une augmentation du nombre des arêtes — d'abord les ventrales, puis les dorsales —, par la perte du gradient dorsal, enfin, par une égalisation de la taille des arêtes dorsales et ventrales (Fig. 15).

Une évolution spéciale s'effectue par la formation de comarêtes, évolution constatée de façon parallèle dans les genres *Cordicauda*, *Pudica* et *Paraheligmonina* (Fig. 16).

b) *Deuxième branche évolutive :* La seconde explosion évolutive de la lignée *Heligmonella* (les Nippostrongylinae), paraît avoir été beaucoup plus tardive. Il est, en effet, intéressant de constater qu'entre les Rongeurs archaïques et les Rongeurs modernes (Muridés, Microtidés), l'expansion des Cricétidés (que les Paléontologistes situent antérieurement à celle des Muridés) semble ne pas avoir coïncidé avec une expansion parasitaire.

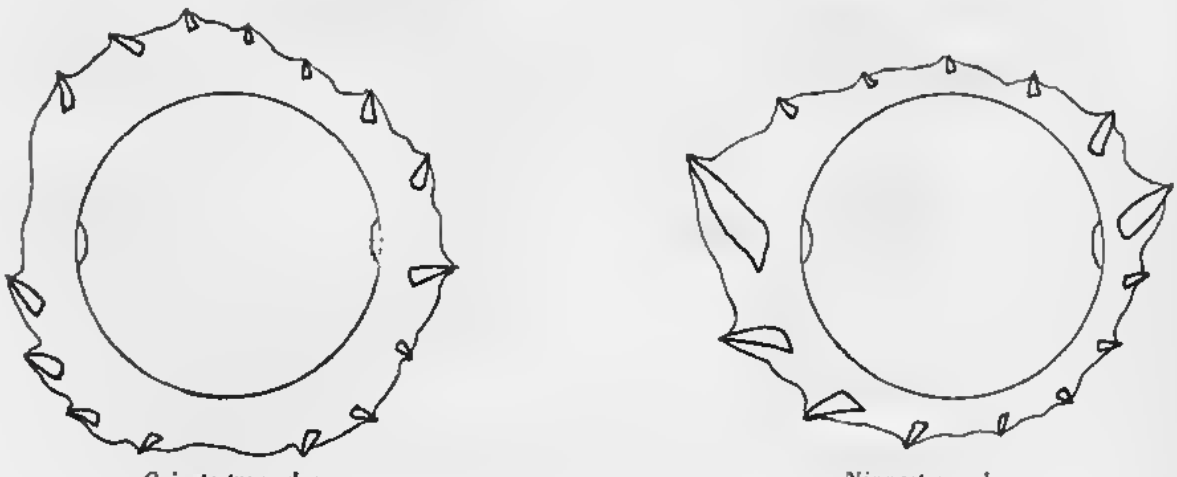
Les parasites des Cricétidés actuels ont une morphologie spécialisée et paraissent dériver de parasites de Rongeurs plus récents, en particulier le genre *Heligmosomoides*, parasite de Microtidés dans la région paléarctique, et les genres *Hassalstrongylus* et surtout *Stilestrongylus*, qui dérivent également de parasites de Microtidés en Amérique.

Cette seconde explosion évolutive paraît donc coïncider avec l'expansion des Muridés, dont les Paléontologistes placent l'origine en Asie (Fig. 24). De fait, nous trouvons les synlophes les plus primitifs de cette branche dans cette région avec les genres *Orientostrongylus* et *Nippostrongylus*.

La branche évolutive ainsi constituée a une évolution morphologique très parallèle à celle de la première, mais elle semble surtout adaptée à la fixation du Ver autour d'une villosité grâce à l'accrochage des arêtes de la face physiologiquement interne de la spire. Le changement de l'axe de symétrie sera donc moins totalement réalisé que dans le groupe Pudicinae — Brevistriatinae et la formation de véritables carènes n'aura lieu que de façon tout à fait exceptionnelle (deux espèces).

De façon paradoxale, l'évolution morphologique de ce groupe moderne est donc finalement moins complète que celle du groupe archaïque précédent. Nous reviendrons sur ce problème ultérieurement.

Dans les genres les plus primitifs *Orientostrongylus* et *Nippostrongylus*, les arêtes sont peu nombreuses, sans gradient de taille bien défini, et l'axe d'orientation des arêtes est relativement peu oblique (rotation d'environ 45° par rapport à l'axe sagittal).



Orientostrongylus *Nippostrongylus*

Fig. 18.

Source : MNHN, Paris

En dehors d'un petit genre (*Tenorastrongylus*), caractérisé par quatre arêtes dorsales gauches plus développées que les autres, et qui semble inféodé surtout au genre *Mus*, l'évolution s'effectue chez trois grands genres, peu différents les uns des autres.

Le premier (*Boreostrongylus*) parasite les Gerbillidés, Muridés et Microtidés holaretiques, le deuxième (*Austrostrongylus*), les Muridés australiens, le troisième (*Neoheligmonella*), les Muridés africains. Ces trois genres se différencient plutôt par les caractères de la bourse caudale que par le synlophe qui reste très homogène. C'est une simple évolution de celui d'*Orientostrongylus* et de *Nippostrongylus* : l'arête latérale droite s'atrophie, les arêtes deviennent plus nombreuses, l'axe d'orientation des arêtes accentue sa rotation jusqu'à environ 80°, et se rapproche donc beaucoup de l'axe frontal. Une nouvelle symétrie tend à s'organiser par rapport à ce nouveau plan.

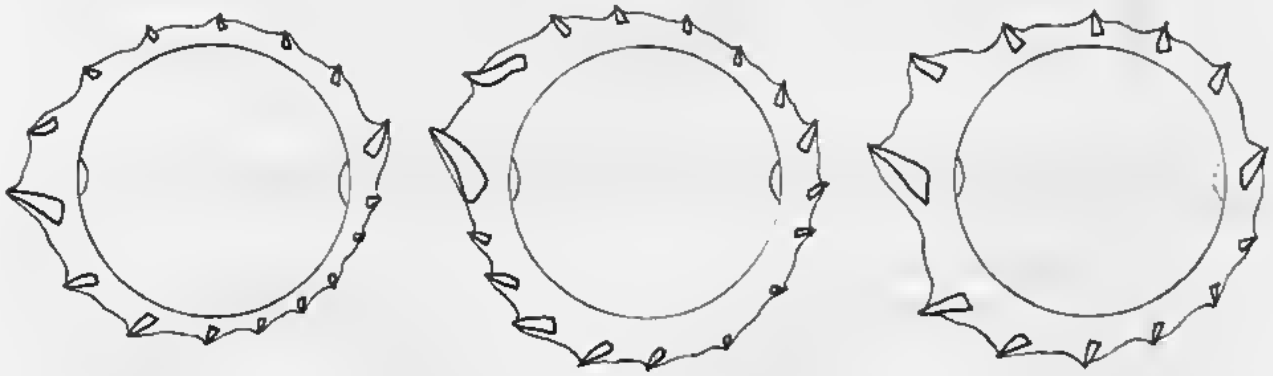


FIG. 19.

Cette expansion moderne ayant envahi le monde partout où il y a des Muridés et des Microtidés, ne va plus donner lieu, dans une dernière étape, qu'à des hyperévolutions locales. Ce sont, en Afrique, le genre *Heligmonina*, connu surtout chez les Rongeurs de l'Ouest africain, chez lequel l'arête gauche subit une hypertrophie considérable, et le genre *Metheligmonella*, qui est le seul de la lignée moderne à présenter une formation parfaitement convergente avec une carène.

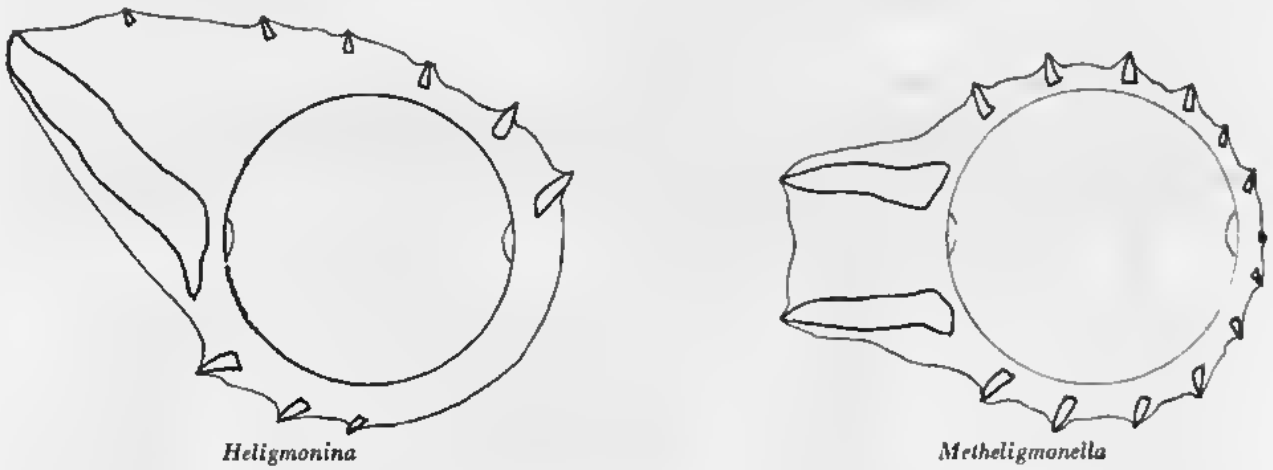
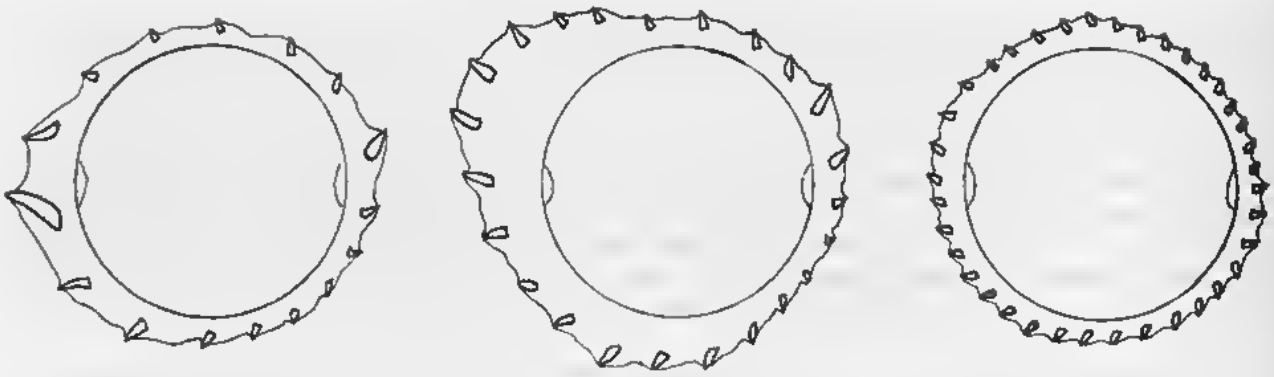


FIG. 20.

En Amérique, au contact des Cricétidés, s'effectue une nouvelle poussée évolutive très riche en espèces, qui va aboutir à une multiplication considérable du nombre des arêtes en même temps qu'à une diminution et une égalisation de leur taille : genres *Hassalstrongylus* (dérivant directement du genre *Boreostrongylus*) et *Stilestrongylus*, genre hyperspécialisé des Cricétidés d'Amérique du Sud.

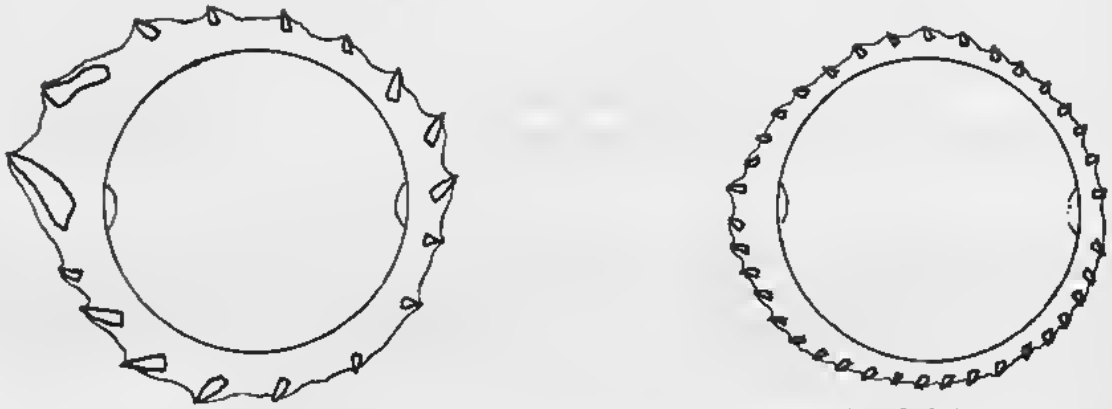
Source : MNHN, Paris



Boreostrongylus *Hassalstrongylus* *Stilestrongylus*

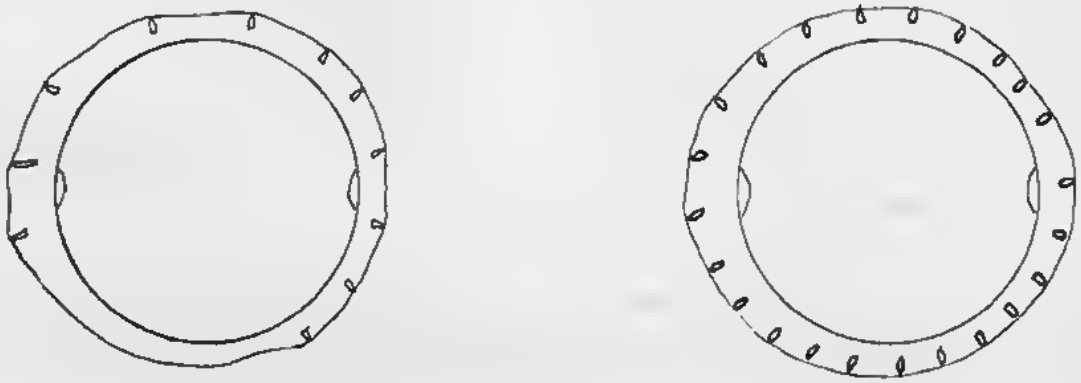
FIG. 21.

Un phénomène tout à fait comparable a lieu en Australie chez certains Muridés à l'intérieur du genre *Austrostrongylus*



A. emanuelae FIG. 22. *A. polyrhabdote*

L'étape ultime peut être rencontrée chez les parasites de Cricétidés néotropicaux, qui vivent vraisemblablement profondément enfoncés dans la muqueuse intestinale et qui perdent leurs arêtes (genre *Hypocristata*), ou bien chez des parasites de Rongeurs et d'Insectivores de l'Ancien Monde, qui vivent dans les glandes mammaires et chez lesquels s'observent les phénomènes de multiplication et d'atrophie des arêtes (genre *Mammanidula*).



Hypocristata FIG. 23. *Mammanidula*

Source : MNHN, Paris

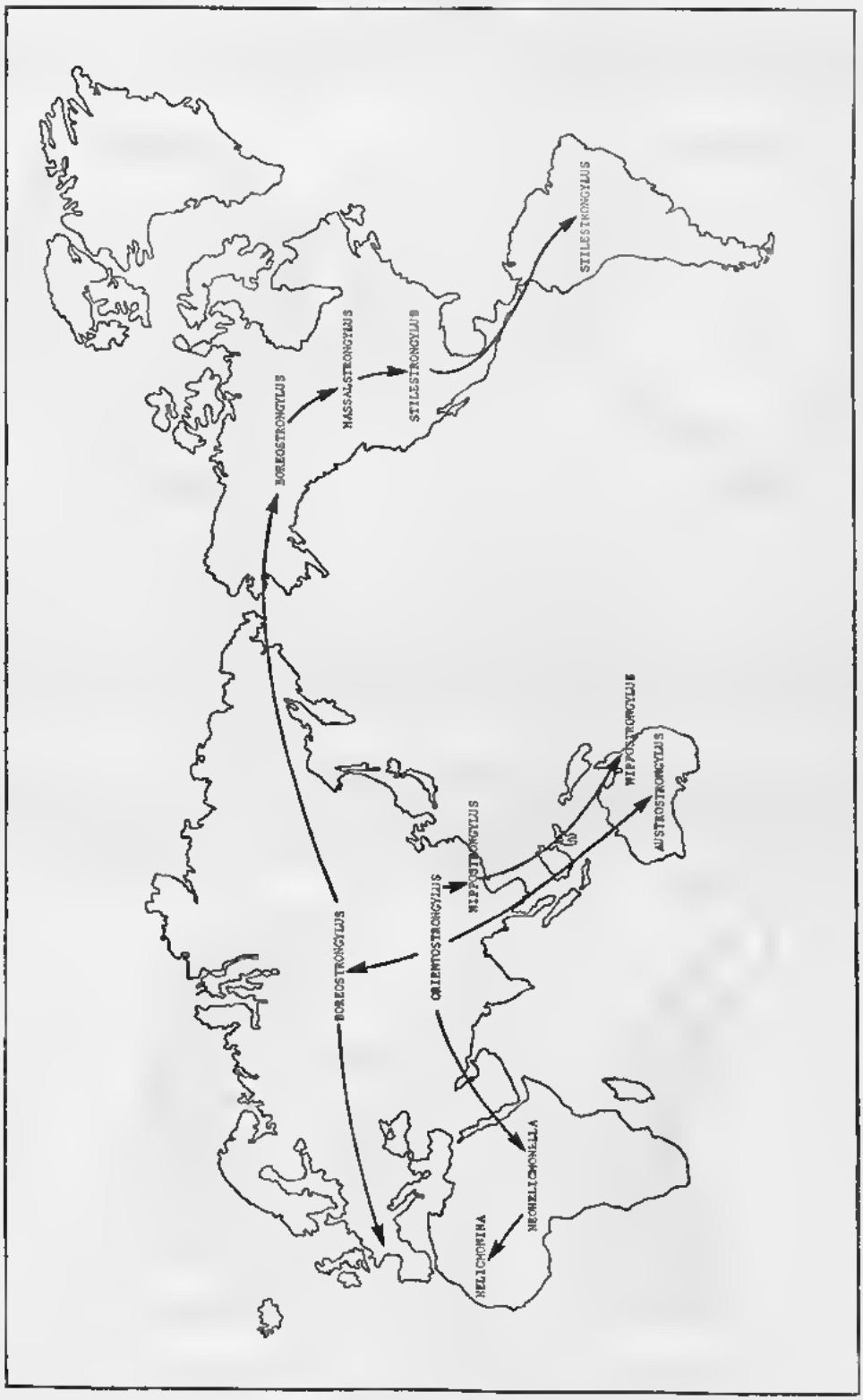
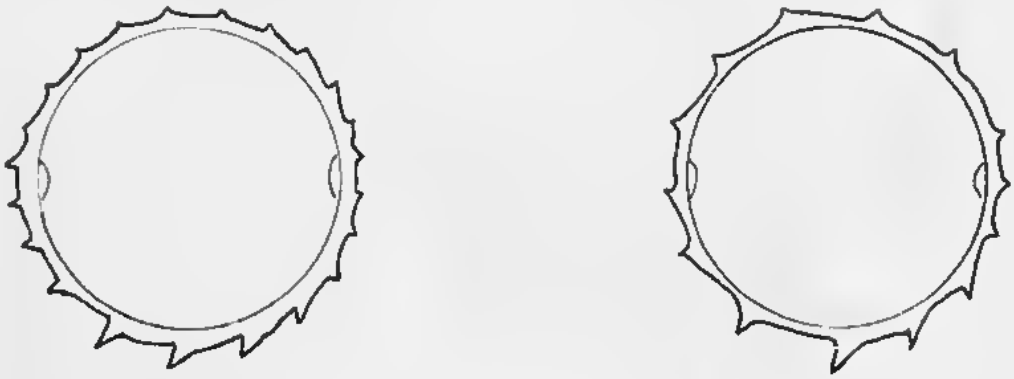


FIG. 24. — Répartition des genres de la seconde poussée évolutive de la lignée *Heligmonella* (*Nippostrongylinae*).

Source : MNHN, Paris

7) *Lignée Heligmosomum*

Cette dernière lignée est parfaitement distincte de toutes les précédentes, puisque le synlophe est constitué par des crêtes et non par des arêtes [1]. Elle dérive clairement du genre *Citellinema*, Trichostrongylide parasite de Sciuridés holarctiques.



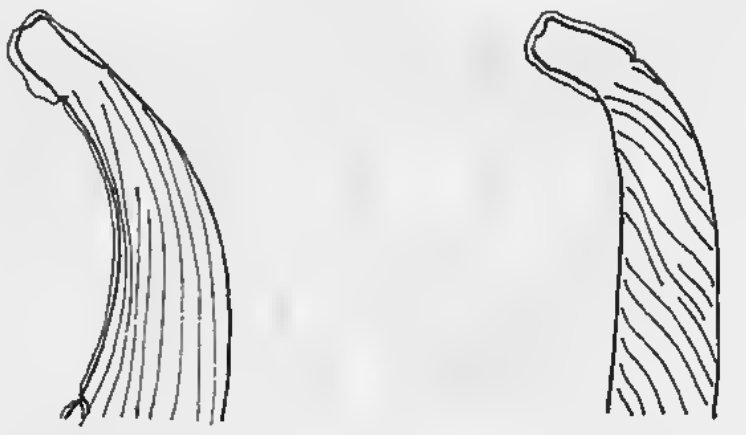
Citellinema *Heligmosomoides*

Fig. 25.

Deux genres, *Heligmosomoides* et *Heligmosomum*, ont évolué de façon parallèle chez les Microtidés (fig. 27).

En dehors des Microtidés, le genre *Heligmosomoides* est connu chez quelques Rongeurs plus anciens (Spalacidés, Sciuridés, Cricétidés et certains Muridés). Il s'agit d'une adaptation secondaire des parasites de Microtidés, car ce sont précisément ces parasites de Microtidés qui ont la morphologie la plus primitive.

D'autre part, on observe dans le genre *Heligmosomum* de très curieuses modifications de l'obliquité des arêtes. Celles-ci, d'abord longitudinales chez *Heligmosomoides*, deviennent obliques d'abord sur la face dorsale, puis sur la face ventrale-droite, enfin sur la face ventrale-gauche. Ce sont donc seulement les formes les plus évoluées (*H. nearcticum*, *H. costellatum*) qui acquièrent une nouvelle symétrie dorso-ventrale parfaite.



Heligmosomoides *Heligmosomum*

Fig. 26.

1. Certaines espèces dans les lignées des Moennigiinae et des Impalaiinae ont des crêtes, mais ceci n'affecte pas la lignée entière et n'apparait que chez les espèces les plus primitives.

Source : MNHN, Paris

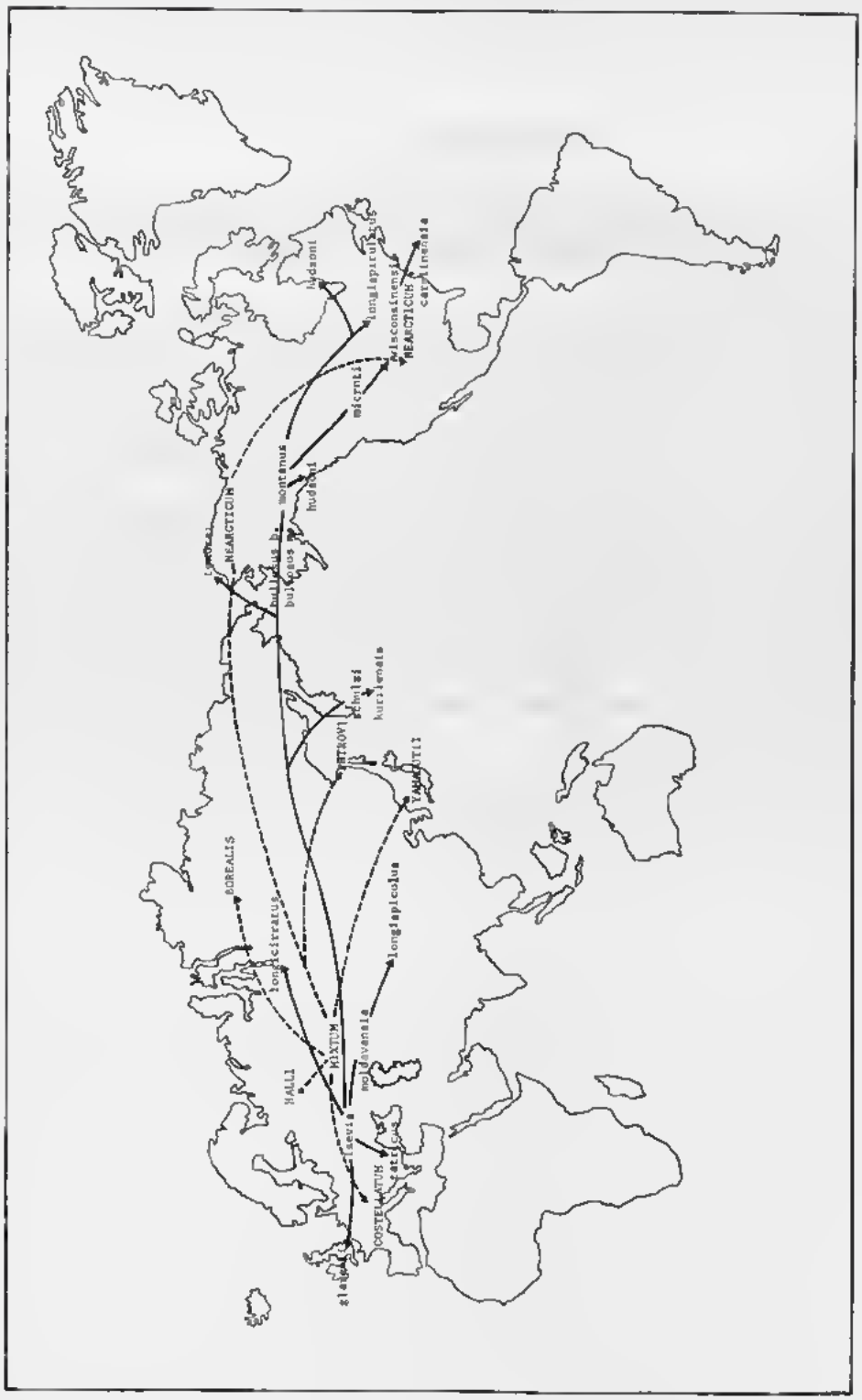


FIG. 27. — Répartition des espèces d'Heligmosomes parasites de Microtidés holarctiques.
Expansion des genres à partir d'un foyer centre-européen.

Les espèces dont le nom est écrit en lettres majuscules appartiennent au genre *Heligmosomum*, en lettres minuscules, au genre *Heligmosomoides*. (D'après Durette-Desset, 1968 b).

Source : MNHN, Paris

En tenant compte d'autres caractères, tels que l'allongement de la taille des spicules, on constate que, dans les deux genres, les formes les plus primitives se trouvent en Europe Centrale et que l'évolution s'effectue de façon centrifuge dans toute la région holarctique. Il s'agit donc d'une évolution apparemment très récente, liée à l'expansion des Microtidés, qui auraient pris naissance en Europe Centrale.

CONCLUSION

A l'issue de cette analyse, la famille des Heligmosomidae nous paraît profondément hétérogène. La réduction d'une des deux branches utérines, seul élément caractérisant la famille, est un phénomène qui s'est reproduit à plusieurs reprises.

Nous avons individualisé sept lignées. Pour quatre d'entre elles, nous trouvons chez les Trichostrongylides un genre clairement apparenté, alors que, chez les trois autres, la filiation avec les formes à deux utérus n'est pas connue.

Il serait donc indispensable, pour avoir une systématique tout à fait cohérente, de réunir dans une même famille les genres à deux utérus avec les Héligmosomes qui leur sont respectivement apparentés. Il serait donc nécessaire de reprendre également la systématique générale de tous les Trichostrongyloidea, ce qui dépasse le cadre de notre étude.

Pour ne pas faire de propositions taxonomiques prématurées, nous préférons donc, à titre provisoire, attribuer le rang de sous-famille à chacune des sept lignées individualisées, la lignée *Heligmonella* étant cependant subdivisée elle-même en quatre sous-familles en raison de son hétérogénéité.

Ce n'est donc seulement que par raison de commodité, et provisoirement, que nous conservons la famille des Heligmosomidae, coupure systématique horizontale, rassemblant dans notre conception les formes les plus spécialisées d'au moins sept lignées distinctes, qui nécessiteront chacune, lorsqu'elles seront groupées avec les formes correspondantes à deux utérus, le rang de famille (fig. 95 et 96).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

CONCLUSIONS SYSTÉMATIQUES

A. — DÉFINITION DES SOUS-FAMILLES ET DES GENRES CORRESPONDANTS

Nous proposons dans ce chapitre, à partir des analyses précédentes, une classification de la famille des Heligmosomidae.

Nous la divisons en 10 sous-familles et 32 genres.

Pour chaque genre, nous avons séparé en deux groupes les espèces qui s'y rapportent :

1) espèces étudiées : ce sont celles dont nous avons examiné au moins le synlophe. Le travail dans lequel notre étude a paru est indiqué par sa date à la suite du nom de l'espèce.

2) espèces non étudiées : ce sont celles dont le synlophe ne nous est pas connu, mais dont les autres caractères nous paraissent suffisants pour nous permettre de les ranger dans un genre déterminé.

Nous n'avons pas cité les espèces dont les caractères morphologiques nous semblaient insuffisants pour tenter une diagnose générique.

D'autre part, la liste des synonymies ayant été établie de façon détaillée par Travassos, 1937 puis par Skrjabin et coll., 1954, nous avons jugé inutile, pour ne pas surcharger le texte, de la donner à nouveau, sauf cas particuliers. Par contre, nous citons toujours le binôme sous lequel l'espèce a été décrite pour la première fois.

Source : MNHN, Paris

1. — IMPALAIINAE n. sub. fam. (Schulz, 1952 tribu)

Heligmosomidae ; synlophe ayant une symétrie bilatérale normale et une symétrie dorso-ventrale. Arêtes petites, égales entre elles, orientées perpendiculairement à la paroi du corps.

— Parasites de Rongeurs Bathyergidés et de Ruminants Bovidés, Camélidés et Giraffidés.

— Région éthiopienne.

— Genres : *Ortleppstrongylus* Durette-Desset, 1970 g
Impalaia Mönnig, 1923.

Genre *ORTLEPPSTRONGYLUS* Durette-Desset, 1970 g

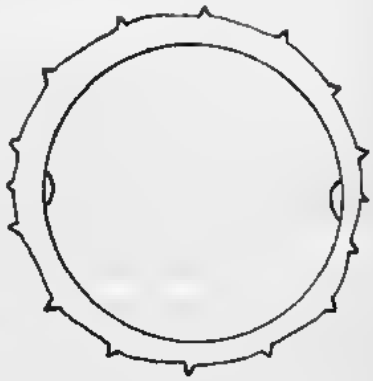


Fig. 28.

Espèce étudiée :

O. bathyergi (Ortlepp, 1939)
(= *Longistriata bathyergi* Ortlepp, 1939)

Définition :

Impalaiinae. Bourse caudale symétrique. Côtes 4 égales aux côtes 5. Côtes 8 naissant à la racine de la côte dorsale. Côtes 8, 9, 10 nettement plus courtes que les précédentes. Côtes 9 faiblement pédonculées. Spicules longs, à pointe spatulée. Queue de la femelle avec une petite épine.

— Parasites de Bathyergidés.

— Espèce type unique : *Ortleppstrongylus bathyergi* (Ortlepp, 1939)

Remarques :

Ce genre a un synlophe très comparable à celui de *Molineus* (Trichostrongylide). Nous l'interprétons comme directement issu de ce genre archaïque. C'est le seul genre, avec *Impalaia*, qui présente un tel synlophe et nous sommes donc amenée à les isoler dans une sous-famille particulière.

Genre *IMPALAIA* Mönnig, 1923

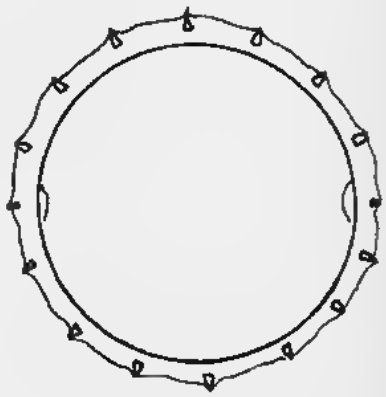


Fig. 29.

Synonyme :

Minutostrongylus Le Roux, 1936

Espèces étudiées :

I. nudicollis Mönnig, 1931 (cf. 1971 a)

I. tuberculata Mönnig, 1923 (cf. 1971 a)

Source : MNHN, Paris

Espèce non étudiée :

I. taurotragi (Le Roux, 1936) [1]

Définition :

Impalaïnae. Bourse caudale symétrique. Côtes 4 plus courtes que les côtes 5. Côtes 8 naissant sur le tronc de la côte dorsale, cette dernière étant plus ou moins développée. Côtes 9 bien marquées. Spicules longs à pointe aiguë. Queue de la femelle avec une ou plusieurs épines.

— Parasites de Ruminants : Bovidés, Camélidés, Giraffidés.

— Espèce type : *Impalaia tuberculata* Mönnig, 1923.

Remarques :

Alors que la totalité des Héligmosomes parasitent des Mammifères issus de la lignée Proto-insectivora, nous avons ici l'exemple d'une petite lignée parasite de Mammifères issus des Proto-ereodonta.

A côté du genre *Impalaia*, connu seulement de Bovidés d'Afrique du Sud, le petit genre *Anthostrongylus* Croveri, 1929 (très proche ou synonyme du précédent), comprend une espèce chez un Okapi du Congo et une autre chez un Dromadaire de Somalie.

Il faut insister sur les grandes analogies morphologiques entre ces deux genres et le genre *Ortleppstrongylus*. La seule interprétation possible nous paraît être l'existence d'un phénomène de capture du genre *Ortleppstrongylus* par les Ruminants. La localisation géographique, relativement étroite, des genres *Impalaia* et *Anthostrongylus* laisse supposer que cette capture est de date assez récente.

1. Nous devons à l'obligeance du Professeur J. J. Buckley l'envoi d'un spécimen type monté entre lame et lamelle. Bien que n'ayant pu pratiquer de coupe du corps, nous avons pu constater la présence de fines lignes longitudinales, semblables à celles des deux autres espèces.

Source : MNHN, Paris

II. — MOENNIGIINAE n. sub. fam.

Heligmosomidae ; synlophe ayant une symétrie bilatérale normale. Arêtes, sans gradient de taille, dirigées perpendiculairement à la paroi du corps, ou orientées du ventre vers le dos.

— Parasites de Xénarthres.

— Région néotropicale.

— Genre unique : *Moennigia* Travassos, 1935.

Genre *MOENNIGIA* Travassos, 1935

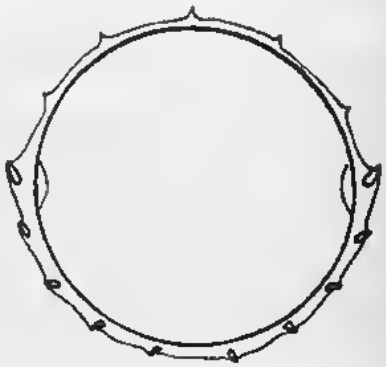


Fig. 30.

Synonymes :

Pulchrostrongylus Travassos, 1935
Dasypostrongylus Travassos, 1935
Pintonema Travassos, 1935
Adolpholutzia Travassos, 1935

Espèces étudiées :

M. barbarae Durette-Desset, 1970 b
M. beaveri Durette-Desset, 1970 b
M. complexa (Travassos, 1935) (cf. 1970 b)
(= *Pulchrostrongylus complexus* Travassos, 1935)
M. littlei Durette-Desset, 1970 b
M. pintoi (Travassos, 1935) (cf. 1970 b)
(= *Pintonema pintoi* Travassos, 1935)
M. travassosi Durette-Desset, 1970 b
M. sp. Durette-Desset, 1970 b

Espèces non étudiées :

M. moennigi Travassos, 1935
M. filamentosa (Travassos, 1935) n. comb.
(= *Dasypostrongylus filamentosus* Travassos, 1935)
M. intrusa (Travassos, 1935) n. comb.
(= *Pintonema intrusa* Travassos, 1935)
M. lutzi (Travassos, 1935) n. comb.
(= *Adolpholutzia lutzi* Travassos, 1935)

Source : MNHN, Paris

M. pseudopulchra (Travassos, 1935) n. comb.
(= *Pintonema pseudopulchra* Travassos, 1935)

M. pulchra (Travassos, 1935) n. comb.
(= *Pintonema pulchra* Travassos, 1935)

Définition :

Moennigiinae. Bourse caudale symétrique ou subsymétrique. Côtes 2-3 jointives sur tout ou partie de leur trajet. Côtes 4 généralement plus courtes que les 5 et 6, ces dernières largement séparées des 5. Lobe dorsal plus ou moins individualisé, mais jamais très prononcé. Spicules à pointe complexe. Un seul utérus fonctionnel, le second étant présent, mais plus ou moins atrophié. Utérus court, œufs grands et peu nombreux. Queue mince se terminant parfois en pointe.

— Parasites de Dasypodidés et Myrmécophagidés.

— Espèce type : *Moennigia moennigi* Travassos, 1935

Remarques :

Nous pensons que l'unité du groupe est nettement mise en évidence par la structure très caractéristique du synlophe. Il existe toute une série évolutive appréciable en tenant compte de l'atrophie de l'utérus postérieur et de l'hypertrophie des lobes ventraux de la bourse caudale aux dépens du lobe dorsal (cf. Durette-Desset, 1970 b), mais cette évolution est progressive et ne nécessite pas, à notre avis, de divisions sub-génériques.

Le genre *Trifurcata* Schultz, 1926, qui se différencierait surtout de *Moennigia* par la disparition de l'utérus postérieur, nous paraît également sans utilité du fait que des espèces comme *M. beaveri* et *M. barbarae* sont très proches de l'espèce type de *Trifurcata*.

Le genre *Moennigia* possède un synlophe comparable à celui trouvé chez le genre *Maciela* (Travassos, 1915) (cf. Durette-Desset, 1970 b) (Trichostrongylide) et suffisamment caractéristique pour affirmer que les deux groupes appartiennent à la même lignée. Nous avons donc un passage direct entre les Trichostrongylidae et les Heligmosomidae, ce passage s'étant fait chez le même groupe d'hôtes : les Xénarthres.

Source : MNHN, Paris

III. — VIANNA11NAE Neveu-Lemaire, 1934

Heligmosomidae ; synlophe pourvu de trois arêtes ventrales, ou d'arêtes ventrales et dorsales, mais inerme sur les faces latérales. Arêtes sub-égales, ou avec un gradient de taille de gauche à droite sur les deux faces.

— Parasites de Marsupiaux, de Caviomorphes (Hydrochoeridés, Caviidés, Chinchillidés, Cuniculidés et de Primates.

— Région néotropicale.

— Genres : *Viannaia* Travassos, 1914.
Viannella Travassos, 1918.

Genre *VIANNAIA* Travassos, 1914.

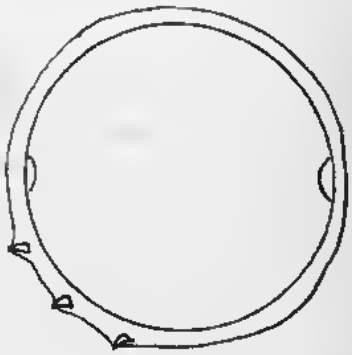


Fig. 31.

Synonyme :

Philostrongylus Wolfgang, 1951

Espèces étudiées :

V. viannai Travassos, 1914 (cf. 1968 f)

V. monodelphisi Durette-Desset, 1968 f

V. skrjabini Lent et Freitas, 1937 (cf. 1968 f)

V. philanderi (Wolfgang, 1951) (cf. 1968 f)
(= *Philostrongylus philanderi* Wolfgang, 1951)

Espèces non étudiées :

V. conspicua Travassos, 1914

V. didelphis (Travassos, 1914)
[= *Nematodirus* (*Mecistocirrus*) *didelphis* Travassos, 1914]

V. fariai Travassos, 1915

V. hamata Travassos, 1914

V. pusilla Travassos, 1914

Définition :

Viannaïinae. Synlophe composé de 3 petites arêtes ventrales ou ventrales-gauches. Cuticule dilatée. Bourse caudale symétrique. Côtes 1 très développées ; 2 et 3 grandes ; 4, 5, 6 en trident, les 4 étant généralement plus courtes. Lobe dorsal grand ou atrophié. Spicules variables.

— Parasites de Marsupiaux (une espèce chez un Lagomorphe).

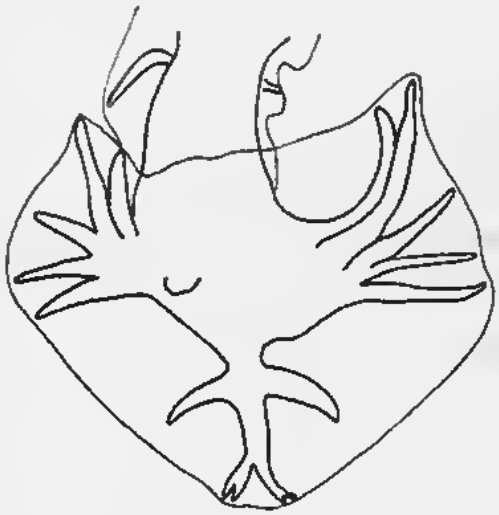
— Espèce type : *Viannaia viannai* Travassos, 1914.

Source : MNHN, Paris

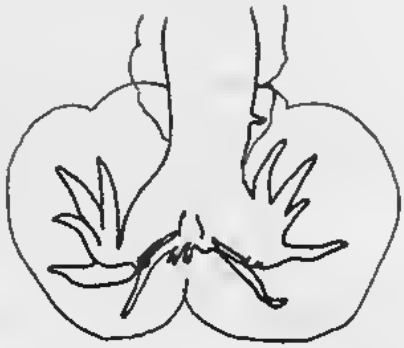
Remarques :

Nous regroupons dans ce genre des formes d'aspect assez différent, certaines ayant une bourse caudale avec un lobe dorsal très bien développé et des spicules courts et complexes, d'autres, plus évoluées, ayant une atrophie plus ou moins marquée du lobe dorsal et des spicules longs et simples (parfois réunis par une membrane commune).

Comme pour le genre *Moennigia*, l'unité d'ensemble semble cependant démontrée par la constance du synlophe. La subdivision en plusieurs sous-genres nous paraît peu souhaitable, puisqu'il existe des intermédiaires (ex. : *V. conspicua*) entre les espèces primitives (ex. : *V. viannoi*) et les espèces évoluées (ex. : *V. monodelphisi*).



a) *V. viannai*



c) *V. monodelphisi*

b) *V. conspicua*

Fig. 32.

Source : MNHN, Paris

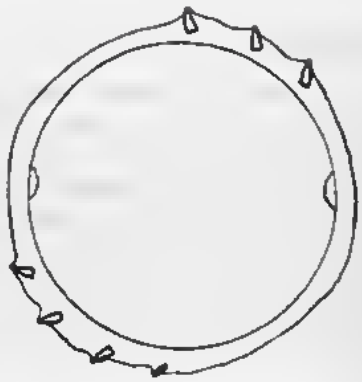


Fig. 33.

Genre *VIANNELLA* Travassos, 1918

Synonymes :

Avellaria Freitas et Lent, 1934

Longistriata (*Brevispiculoides*) Ortlepp, 1939

Espèces étudiées :

V. avellari (Freitas et Lent, 1934) n. comb. (cf. 1968 e)
(= *Avellaria avellari* Freitas et Lent, 1934)

V. brevispicula (Lent et Freitas, 1936) n. comb. (cf. 1968 e)
(= *Longistriata brevispicula* Lent et Freitas, 1936)
[= *Longistriata* (*Brevispiculoides*) *brevispicula* (Lent et Freitas, 1936) Ortlepp, 1939]

V. dubia (Travassos, 1921) n. comb. (cf. 1968 e)
(= *Heligmosomum dubium* Travassos, 1921)
(= *Viannaia saimiris* Cameron, 1923)

V. lenti Durette-Desset, 1968 c

V. viscaciae Goodey, 1925 (cf. 1969 b)

Espèces non étudiées :

V. hydrochoeri (Travassos, 1914)
(= *Viannaia hydrochoeri* Travassos, 1914)

V. argentina Freitas, Lent et Almeida, 1937

V. travassosi Pinto, 1935

Définition :

Viannaiinae. Synlophe dépourvu d'arêtes sur les faces gauche et droite. Arêtes dorsales et ventrales en nombre sensiblement égal, de taille sub-égale ou bien avec un gradient de gauche à droite sur les 2 faces. Bourse caudale sub-symétrique, généralement petite, arrondie, avec côtes 2 et 3 courtes et lobe dorsal bien développé. Côte dorsale divisée à mi-hauteur. Spicules généralement courts et tordus. Femelle avec queue courte. Ovéjecteur court et dilaté distalement.

— Parasites d'Hydrochoeridés, de Caviidés, de Chinchillidés, de Cuniculidés et de Cébidés.

— Espèce type : *Viannella hydrochoeri* (Travassos, 1914)

Remarques :

Nous situons ce genre dans la même lignée que le genre *Viannaia*, car nous savons que la tendance évolutive habituelle consiste à compenser les asymétries adaptatives par la formation d'organes identiques sur la face opposée.

Source : MNHN, Paris

Les formes les plus primitives (arêtes peu nombreuses, lobe dorsal bien développé, spicules courts et tordus) se trouvent chez les Caviidés, les Hydrochoeridés, les Chinchillidés et l'Agouti. Une autre espèce de l'Agouti et l'espèce parasite de Cébidés sont au contraire plus spécialisées.

De plus, chez l'Agouti, deux genres très proches l'un de l'autre ont été décrits : *Oswaldonema* Travassos, 1937 et *Heligmoskrjabinia* Freitas et Lent, 1937. Ils sont surtout caractérisés par une forte asymétrie de la bourse caudale. Nous ne connaissons pas leur synlophe, mais il est vraisemblable que ces genres appartiennent à la lignée *Viannella*.

Source : MNHN, Paris

IV. — VEXILLATINAE n. sub. fam.

Heligmosomidae ; synlophe ayant une symétrie dorso-ventrale. A l'exception de la carène, gradient de taille des arêtes de droite à gauche sur la face dorsale ou sur les deux faces. La pointe de l'arête dorsale droite ou des deux arêtes droites est orientée tangentiellement au corps.

— Parasites de Rongeurs Geomyoidea.

— Régions néarctique et néotropicale.

— Genre unique : *Vexillata* (Travassos, 1937 s. gen.).

Genre *VEXILLATA* (Travassos, 1937 s. gen.)

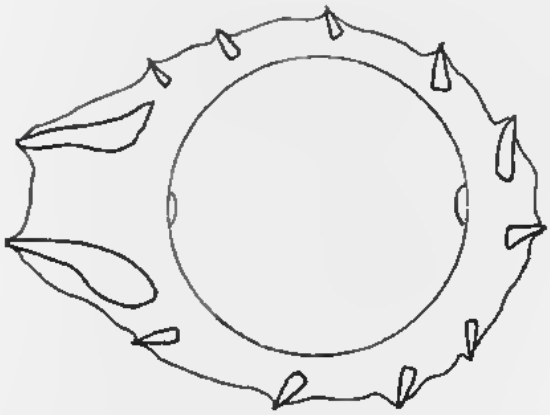


Fig. 34 (groupe A)

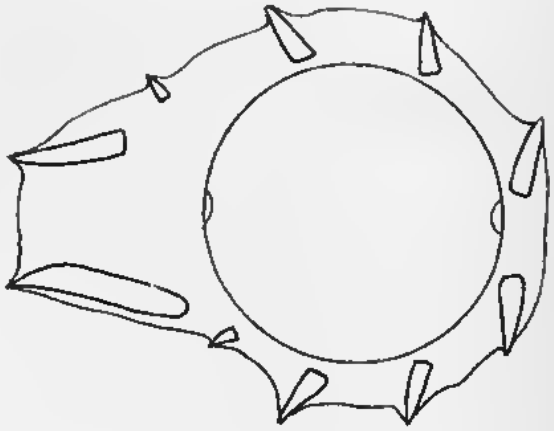


Fig. 35 (groupe B)

Espèces étudiées :

V. chabaudi Yoyotte-Vado, 1970

V. convoluta (Caballero et Cerecero, 1943) n. comb. (cf. 1971 b)
(= *Longistriata convoluta* Caballero et Cerecero, 1943)

V. petteri Durette-Desset, 1970 d

Espèce non étudiée :

V. vexillata (Hall, 1916) n. comb.
(= *Heligmosomum vexillatum* Hall, 1916)
[= *Longistriata* (*Vexillata*) *vexillata* (Hall, 1916), Travassos, 1937]

Définition :

Vexillatinae. Bourse caudale sub-symétrique avec lobes latéraux bien développés et lobe dorsal relativement réduit. Côtes 6 nettement séparées des 5. Côtes 8 grêles. Spicules simples et fins.

— Parasites de Rongeurs Geomyoidea

— Espèce type : *Vexillata vexillata* (Hall, 1916)

Source : MNHN, Paris

Remarques :

Ce genre peut, en fait, se scinder en deux groupes. *Groupe A :* (*V. vexillata* et *V. convoluta*) chez lequel la côte dorsale est divisée à la moitié de sa hauteur, comme chez la plupart des espèces sud-américaines, et où la pointe des arêtes est dirigée de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche (ce dernier caractère n'a été vu que chez *V. convoluta*). *Groupe B :* (*V. chabaudi* et *V. petteri*) chez lequel la côte dorsale est divisée à l'apex et où l'axe d'orientation des arêtes est presque frontal.

L'interprétation de ce genre reste donc assez difficile et l'on peut envisager plusieurs hypothèses quant à son origine :

1) Il est possible que le genre soit hétérogène et que nous soyons en présence de 2 lignées distinctes : l'une, groupe A, liée directement aux Heligmonellinae ; l'autre, groupe B, issue directement de Trichostrongylides de Marsupiaux proches du genre *Travassostrongylus* Orloff, 1933.

2) Il est possible également que le genre soit homogène et, dans ce cas, le groupe B dériverait du groupe A.

En fait, nous traitons actuellement le genre comme si l'ensemble était homogène et issu de *Travassostrongylus*, selon la conception que nous avons d'abord eue en étudiant les espèces du groupe B. Mais cette solution n'est que provisoire. Il faudra probablement rattacher au moins le groupe A aux Heligmonellinae. Cependant, nous préférons ne pas modifier la nomenclature tant que nous ne connaîtrons pas le synlophe de l'espèce type *V. vexillata*.

Source : MNHN, Paris

V. — LONGISTRIATINAE Skrjabin et Schulz, 1952.

Heligmosomidae ; synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche, ou presque frontal. Huit arêtes : quatre dorsales, quatre ventrales, sub-égales ou avec gradient de taille de droite à gauche sur les deux faces.

— Parasites de Soricidés.

— Région holarctique.

— Genre unique : *Longistriata* Schulz, 1926.

Genre *LONGISTRIATA* Schulz, 1926

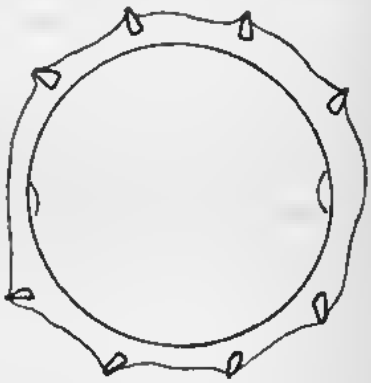


Fig. 36.

Synonyme :

Longistrioides Yeh, 1958

Espèces étudiées :

L. depressa (Dujardin, 1845) (cf. 1971 b)
(= *Strongylus depressus* Dujardin, 1845)
(= *Longistriata codrus* Thomas, 1953)

L. confusa Desportes et Chabaud, 1961
(= *Longistriata depressa* sensu Linstow, 1899 nec Dujardin, 1845)

L. yamashitai Chabaud, Rausch et Desset, 1963

Espèces non étudiées :

L. caudabullata Dikmans, 1946

L. didas Thomas, 1953

L. jugatispicula (Sadovskaja, 1952) n. comb.
(= *Heligmonella jugatispiculum* Sadovskaja, 1952)

L. neomi Lyubarskaja, 1962

L. paradoxi Shaldibin, 1964

L. pusillaspirura (Sadovskaja, 1952) n. comb.
(= *Heligmonella pusillaspirura* Sadovskaja, 1952)

L. thomasi Desportes et Chabaud, 1961
(= *L. depressa* sensu Thomas, 1953)

L. trus Thomas, 1953

Définition :

Longistriatinae. Bourse caudale très variable. Spicules généralement à pointe simple. Œufs peu nombreux et de grande taille.

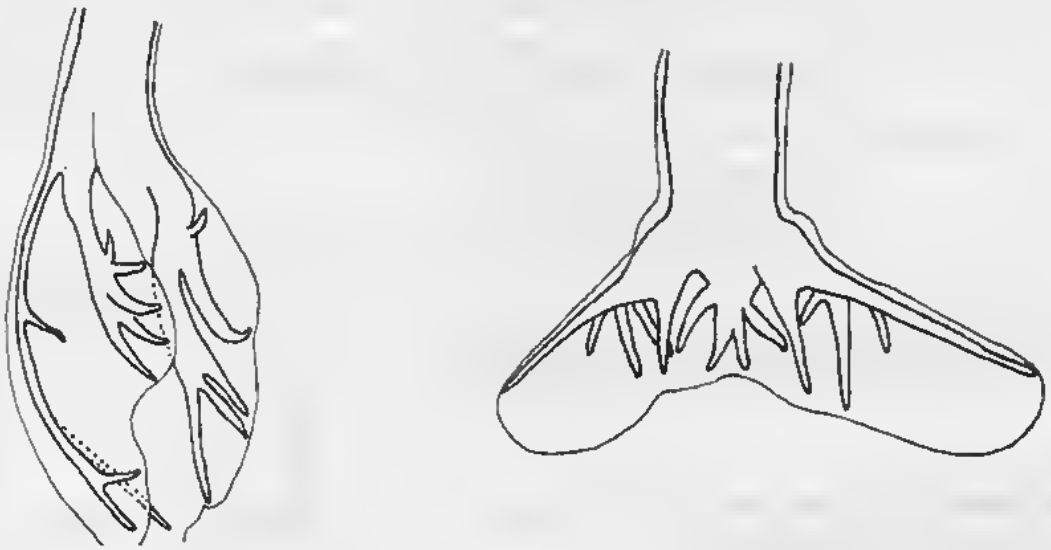
— Parasites d'Insectivores Soricidés.

— Espèce type : *Longistriata depressa* (Dujardin, 1845)

Source : MNHN, Paris

Remarques :

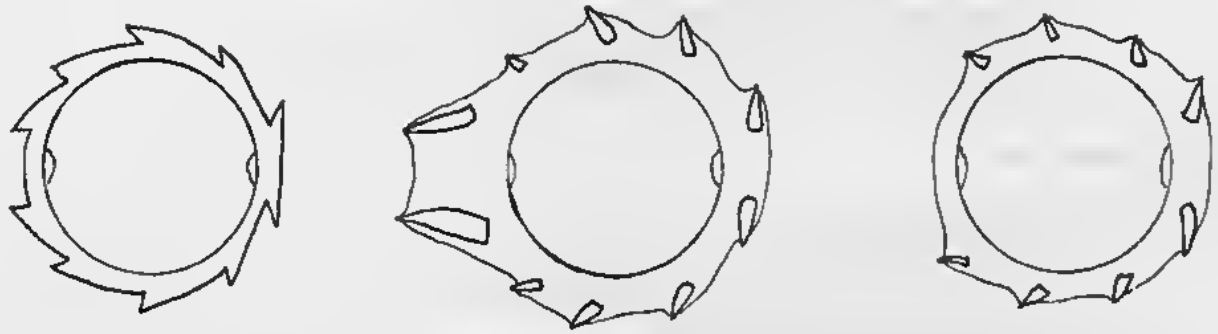
Le synlophe, constitué d'arêtes sub-égales et peu nombreuses, apparaît comme très primitif. En dehors du synlophe, le genre est constitué d'espèces très différentes les unes des autres. Certaines ont une dorsale très allongée (*depressa*), d'autres très courte (*confusa*), mais il n'y a pas de corrélation entre l'évolution du synlophe et celle de la bourse caudale, et toutes les formes intermédiaires sont possibles. Nous préférons donc ne pas subdiviser le genre.



a) *L. depressa* b) *L. confusa*

Fig. 37.

On remarquera que le synlophe le plus évolué, celui de *L. confusa* (deux arêtes droites plus grandes que les autres et situées dans le prolongement l'une de l'autre, symétrie dorso-ventrale presque parfaite) ressemble beaucoup à celui de *Travassostrongylus* (Trichostrongylide, parasite de Marsupiaux) et à celui de certains *Vexillata* (Heligmosomes, parasites de Geomyoidea).



a) *Travassostrongylus* b) *V. petteri* c) *L. confusa*

Fig. 38.

Il est difficile de savoir a'il s'agit de convergences ou d'affinités vraies, ces dernières n'étant pas impossibles, puiaque les Marsupiaux et les Insectivores se sont diversifiés à peu près à la même époque.

Source : MNHN, Paris

VI. — HELIGMONELLINAE (Skrjabin et Schikhobalova, 1952 tribu)

Heligmosomidae ; synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne ventrale, ventrale-droite ou ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche. Gradient de taille des arêtes de gauche à droite sur la face ventrale et de droite à gauche sur la face dorsale. Nombre d'arêtes inférieur à 14.

— Parasites de Talpidés (Région paléarctique), de Lagomorphes (Régions paléarctique et orientale), et de Rongeurs archaïques (Régions éthiopienne et néotropicale)

— Genres : *Tricholinstowia* Travassos, 1937
Heligmonella Mönnig, 1927
Paraheligmonella n. gen.

Genre *TRICHOLINSTOWIA* Travassos, 1937

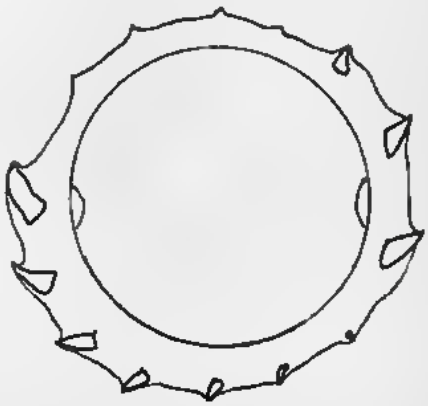


FIG. 39.

Synonymes :

Morganiella Travassos, 1937
Morganastrongylus Fahmy, 1956

Espèces étudiées :

T. talpae (Morgan, 1928) (cf. 1971)
(= *Viannaia talpae* Morgan, 1928)
[= *Morganiella talpae* (Morgan, 1928) Travassos, 1937]

T. linstowi (Travassos, 1918) Travassos, 1937 (cf. 1971)
(= *Viannaia linstowi* Travassos, 1918)
(= *Strongylus minutus* sensu Linstow, 1882, nec Dujardin, 1845)
(= *Longistriata vigisi* Petrov et Savinov, 1959)

Espèces non étudiées :

T. mogera (Sadovskaja, 1952)
(= *Longistriata mogera* Sadovskaja, 1952)
[= *Morganiella mogera* (Sadovskaja, 1952) Skrjabin et Schikhobalova, 1954]

T. morenishi (Cameron et Parnell, 1933)
(= *Viannaia morenishi* Cameron et Parnell, 1933)
[= *Morganiella morenishi* (Cameron et Parnell, 1933) Travassos, 1937]

Définition :

Heligmonellinae. Arêtes de forme triangulaire, peu nombreuses, plus abondantes sur la face ventrale que sur la face dorsale. Zone cuticulaire dorsale-gauche dilatée, inerme ou simplement crénelée.

Bourse caudale symétrique ou subsymétrique, avec développement de la côte dorsale variable.

Source : MNHN, Paris

Cette dernière est divisée distalement. Spicules longs ou courts, à pointe complexe, apparemment soudés dans leur partie distale.

— Parasites d'Insectivores Talpidés paléarctiques.

— Espèce type : *Tricholinstowia linstowi* (Travassos, 1918)

Remarques :

Ce genre se distingue du précédent, également parasite d'Insectivores, par deux caractères bien marqués : 1) Les arêtes latérales sont plus développées que les autres arêtes. 2) Le gradient de taille des arêtes est nettement différencié : de droite à gauche sur la face dorsale, de gauche à droite sur la face ventrale.

Ces deux éléments nous permettent d'incorporer le genre dans la sous-famille des Heligmonellinae.

Par certains caractères du synlophe — nombre d'arêtes ventrales plus élevé, axe d'orientation plus oblique —, ce genre paraît plus évolué qu'*Heligmonella*. Mais l'absence d'arêtes dorsales et des spicules à pointe complexe sont au contraire des caractères plus primitifs.

Le genre *Tricholinstowia* pourrait représenter un genre relique d'une lignée s'étant maintenue chez les Insectivores Talpidés. La grande lignée *Heligmonella*, répandue dans le monde entier chez les Rongeurs, trouverait alors son origine par capture de formes proches de *Tricholinstowia*, mais plus primitives.

Genre *HELIGMONELLA* Mönnig, 1927

Espèces étudiées :

H. spira Mönnig, 1927 (cf. 1969 b)

H. asymmetrica (Durette-Desset, 1969 f) n. comb.
(= *Longistriata asymmetrica* Durette-Desset, 1969 f)

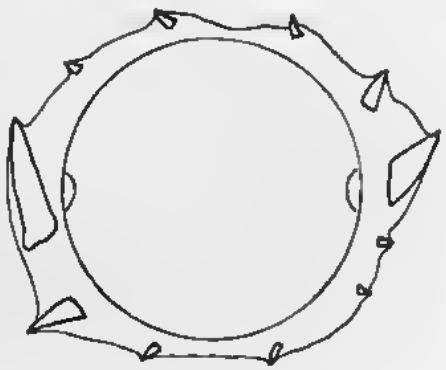


Fig. 40.

Espèces non étudiées :

H. indica (K. S. Singh, 1967) n. comb. [1]
(= *Longistriata indica* K. S. Singh 1967)

H. kurenzovi (Sadovskaja, 1952) n. comb.
(= *Longistriata kurenzovi* Sadovskaja, 1952)

H. leporis (Schulz, 1931) n. comb.
(= *Longistriata leporis* Schulz, 1931)

Définition :

Heligmonellinae. Synlophe n'ayant pas plus de 12 arêtes, avec arêtes gauche et droite hypertrophiées. Arêtes dorsales continues. Bourse caudale variable. Côte dorsale divisée distalement. Spicules longs et fins, à pointe simple ou complexe.

— Parasites de Rongeurs éthiopiens et de Lagomorphes paléarctiques et orientaux.

— Espèce type : *Heligmonella spira* Mönnig, 1927

1. L'auteur donne dans son travail une figure d'une coupe du corps de la femelle (p. 57), ce qui nous a permis de rattacher son espèce à ce genre. Pour *H. kurenzovi* et *H. leporis*, nous savons seulement que leur synlophe est constitué par 12 arêtes cuticulaires.

Source : MNHN, Paris

Remarques :

Nous considérons ce genre comme très archaïque du fait que le synlophe comprend peu d'arêtes et que l'axe d'orientation des arêtes reste proche de celui de la symétrie bilatérale normale.

Nous y regroupons 5 espèces d'aspect très différent puisque, chez *H. indica*, *H. spira* et *H. leporis*, la bourse est sub-symétrique, alors que, chez *H. kurenzovi*, elle est légèrement asymétrique et que, chez *H. asymmetrica*, elle présente une grande asymétrie. Mais il est normal, dans des groupes très anciens, de ne trouver que des espèces reliques très diversifiées, ce qui conduirait, si l'on ne tenait pas compte du synlophe, à faire un genre pour chaque espèce connue.

Genre *PARAHELIGMONELLA* n. gen.

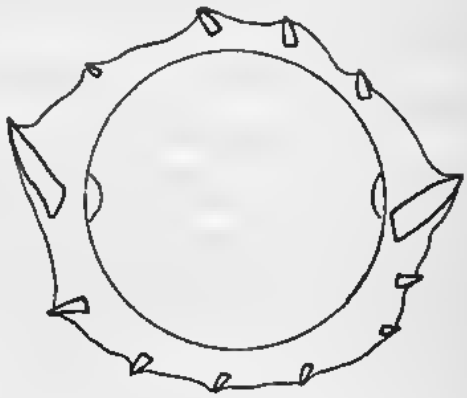


FIG. 41.

Espèces étudiées :

P. interrogans (Lent et Freitas, 1938 b) n. comb. (cf. 1968 d)

(= *Heligmodendrium interrogans* Lent et Freitas, 1938 b)

P. cubaensis (Vigueras, 1943) n. comb. (cf. 1971 a)

(= *Longistriata cubaensis* Vigueras, 1943)

Définition :

Heligmonellinae. Synlophe ayant moins de 14 arêtes, avec arêtes gauche et droite très fortes. Axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche. 4 arêtes dorsales discontinues.

Bourse caudale sub-symétrique, le lobe gauche étant le plus grand. Côte dorsale divisée à son tiers antérieur. Spicules longs et fins, à pointe simple.

— Parasites de Rongeurs Échimyidés néotropicaux.

— Espèce type : *Paraheligmonella interrogans* (Lent et Freitas, 1938 b)

Remarques :

Le fait que nous classions ce genre dans la même sous-famille qu'*Heligmonella* (mais en le considérant comme un peu plus évolué) implique une invasion de l'Amérique du Sud par des Rongeurs africains. Nous devons insister sur la fragilité de notre hypothèse, puisqu'elle ne repose que sur la structure du synlophe. D'autres éléments, au contraire, sont déjà assez caractéristiques de la faune sud-américaine (division de la dorsale, arêtes discontinues).

Source : MNHN, Paris

VII. — PUDICINAE (Skrjabin et Schikhobalova, 1952, tribu)

Heligmosomidae ; synlophe avec axe d'orientation des arêtes presque frontal. Carène présente. 5 arêtes dorsales (sauf *Sciurodendrium*). Gradient de taille des arêtes nul. Bourse caudale symétrique. Côte dorsale profondément divisée. Côtes 9 détachées proximalement des 10 (sauf *Pudica*).

— Parasites de Caviomorphes (Dasyproctidés, Échimyidés, Myocastoridés, Érethizontidés) et de Sciuridés (une espèce chez un Cricétidé).

— Régions néarctique et néotropicale.

— Genres : *Heligmostrongylus* Travassos, 1917
Pudica Travassos et Darriba, 1929
Pseudoheligmosomum Travassos, 1937
Sciurodendrium n. gen.

Genre *HELIGMOSTRONGYLUS* Travassos, 1917

Synonymes :

Fuellebornema Travassos et Darriba, 1929
Heligmodendrium Travassos, 1937
Squamastrongylus Travassos, 1937

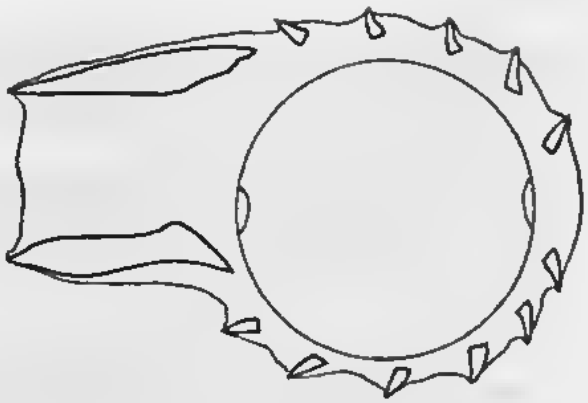


FIG. 42.

Espèces étudiées :

H. sedecimradiatus (Linstow, 1899) (cf. 1970 j)
(= *Strongylus sedecimradiatus* Linstow, 1899)

H. almeidai (Travassos, 1937) n. comb. (cf. 1970 j)
(= *Fuellebornema almeidai* Travassos, 1937)

H. bocqusti Durette-Desset, 1970 j

H. elegans (Travassos, 1921) n. comb. (cf. 1968 d)
(= *Heligmosomum elegans* Travassos, 1921)
[= *Heligmodendrium elegans* (Travassos, 1921) Travassos, 1937]

H. granulosus (Durette-Desset, 1970 j) n. comb.
(= *Fuellebornema granulosa* Durette-Desset, 1970 j)

H. maldonadoi (Artigas et Pacheco, 1933) n. comb. (cf. 1971 b)
(= *Longistriata maldonadoi* Artigas et Pacheco, 1933)

Source : MNHN, Paris

H. procchimysi Durette-Desset, 1970 k

H. tcheprakovae nom. nov.

(= *Squamostrongylus almeidai* Durette-Desset et Tcheprakoff, 1969)

Espèces non étudiées :

H. agoutii (Neiva, Cunha et Travassos, 1914) n. comb.

(= *Heligmosomum agoutii* Neiva, Cunha et Travassos, 1914)

[= *Fuellebornema agoutii* (Neiva, Cunha et Travassos, 1914) Travassos et Darriba, 1929]

H. crucifer (Travassos, 1943) n. comb.

(= *Heligmodendrium crucifer* Travassos, 1943)

H. differens Lent et Freitas, 1938 a

H. minor (Travassos, 1937) n. comb.

(= *Fuellebornema minor* Travassos, 1937)

H. squamastrongylus (Travassos, 1937) n. comb.

(= *Squamastrongylus squamastrongylus* Travassos, 1937)

Définition :

Pudicinae. Carène soutenue par 2 arêtes gauches hypertrophiées, 5 arêtes dorsales de taille égale ou sub-égale à celle des 6 arêtes ventrales (5 chez *H. maldonadoi*).

Côtes 4 courtes. Côtes 9 naissant généralement assez haut sur la côte dorsale et bien développées. Spicules longs et fins, à pointe simple.

— Parasites de Rongeurs Dasyproctidés, Echimyidés, Myocastoridés et Eréthizontidés.

— Espèce type : *Heligmostrongylus sedecimradiatus* (Linstow, 1899)

Remarques :

Ce genre constitue le type de base d'une partie des parasites de Caviomorphes. Le synlophe est remarquablement constant et subsymétrique par rapport à l'axe frontal. Nous le supposons issu d'ancêtres proches de *Paraheligmonella* par le processus habituel qui conduit des structures asymétriques aux symétries néo-formées autour de l'axe frontal.

Une espèce, *H. maldonadoi*, a une bourse caudale élargie dans le sens transversal et ne présente que 5 arêtes ventrales au lieu de 6. Elle se rattacherait plus facilement à *Paraheligmonella cubaensis* alors que les autres *Heligmostrongylus* se rattacheraient plus aisément à *Paraheligmonella interrogans*. Il est vraisemblable que les genres *Paraheligmonella* et *Heligmostrongylus* tels que nous les concevons sont hétérogènes. Le processus qui aboutit à l'acquisition d'une carène se reproduit certainement de façon indépendante, dans différentes lignées.

Dans le cas présent, le groupe *interrogans* paraît plus néotropical et le groupe *cubaensis* plus néarctique. Mais les espèces sont trop peu nombreuses et les documents trop peu abondants, pour que nous ayons cru possible de concrétiser ces notions par la création de nouveaux taxons.

Source : MNHN, Paris

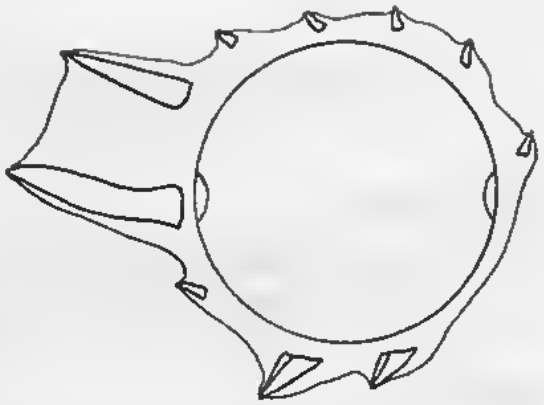


Fig. 43.

Genre *PUDICA* Travassos et Darriba, 1929

Espèces étudiées :

P. pudica (Travassos, 1921) (cf. 1970 j)
(= *Viannaia pudica* Travassos, 1921)

P. cercomysi (Durette-Desset et Tcheprakoff, 1969) n. comb.
(= *Longistriata cercomysi* Durette-Desset et Tcheprakoff, 1969)

P. nematodiriformis (Travassos, 1918) n. comb. (cf. 1968 c)
(= *Heligmosomum nematodiriformis* Travassos, 1918)

P. petterae Durette-Desset, 1970 k

P. tenua Durette-Desset, 1970 k

Espèce non étudiée :

P. gamma (Travassos, 1918) n. comb.
(= *Heligmosomum gamma* Travassos, 1918)

Définition :

Pudicinae. Carène soutenue par 2 arêtes gauches généralement hypertrophiées. Nombre d'arêtes inférieur à celui d'*Heligmostrongylus*, certaines des arêtes ayant fusionné pour constituer des comarêtes, généralement ventrales, parfois développées seulement dans la partie antérieure du corps.

Côtes 4 aussi ou plus longues que les côtes 5. Côtes 6 nettement séparées des précédentes. Côtes 9 naissant distalement sur la côte dorsale. Spicules longs et fins, à pointe simple ou élargie.

— Parasites de Rongeurs Dasyproctidés et Echimyidés.

— Espèce type : *Pudica pudica* (Travassos, 1921)

Remarques :

Ce genre est très proche d'*Heligmostrongylus* mais, par un processus que nous connaissons dans d'autres groupes, il y a fusion de plusieurs petites arêtes pour former une ou plusieurs comarêtes.

Les genres *Acanthostrongylus* Travassos, 1937, *Evandroia* Travassos, 1937 et *Trichotravassosia* Lent et Freitas, 1938 b sont proches de *Pudica* et pourraient être identiques, mais nous manquons de matériel pour pouvoir l'affirmer.

Source : MNHN, Paris

Genre *PSEUDOHELIGMOSOMUM*
Travassos, 1937

Espèce étudiée :

P. howelli (Vigueras, 1934) (cf. 1971 a)
(= *Heligmostrongylus howelli* Vigueras, 1934)

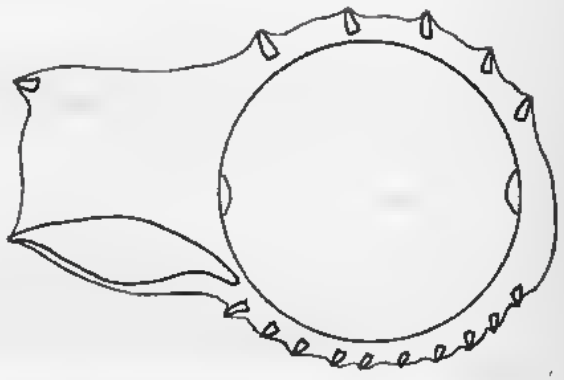


Fig. 44.

Définition :

Pudicinae. Carène soutenue ventralement par une arête hypertrophiée et dorsalement par une arête de même taille que les 5 autres dorsales. Arêtes ventrales nombreuses, plus petites que les arêtes dorsales.

Bourse caudale avec lobes ventraux réduits et lobe dorsal très développé. Côte dorsale constituée par 2 troncs indépendants. Côtes 9 bien développées, naissant haut sur la côte dorsale.

— Parasites de Rongeurs Echimyidés (Capromyinés de Cuba).

— Espèce type unique : *Pseudoheligmosomum howelli* (Vigueras, 1934)

Remarques :

Bien que d'aspect aberrant, le genre nous paraît très proche de *Sciurodendrium*. En effet, les spécimens figurés par Vigueras montrent une côte dorsale divisée en 2 troncs indépendants qui rappellent le genre *Nematodirus* Ransom, 1907, mais les dessins faits par Barus et Rysavy (1967) sur d'autres spécimens font apparaître qu'il s'agit d'une côte dorsale simplement un peu plus divisée que chez *Sciurodendrium*.

Genre *SCIURODENDRIUM* n. gen.

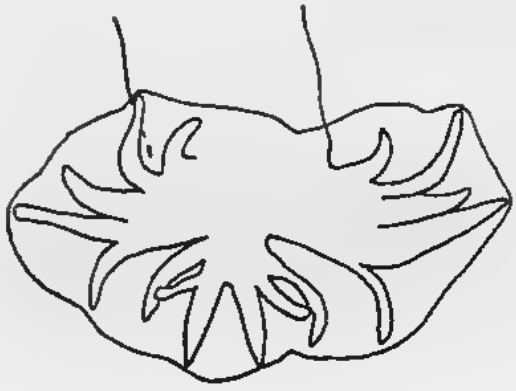


Fig. 45

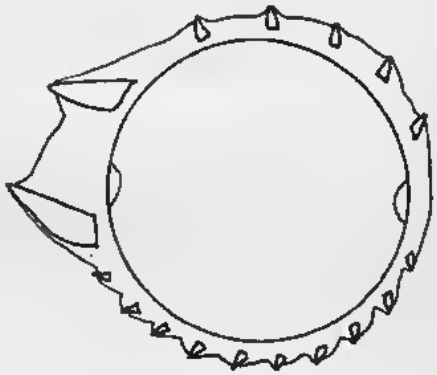


Fig. 46

Espèces étudiées :

S. hepaticum (Lent et Freitas, 1938 a) n. comb. (cf. 1968 d)
(= *Heligmodendrium hepaticum* Lent et Freitas, 1938 a)

Source : MNHN, Paris

S. aripense (Baylis, 1947) n. comb. (cf. 1969 b)
(= *Heligmodendrium aripense* Baylis, 1947)

S. landauae (Durette-Desset, 1970 l) n. comb.
(= *Longistriata landauae* Durette-Desset, 1970 l)

S. oliverai (Lent et Freitas, 1938 a) n. comb. (cf. 1968 d)
(= *Heligmodendrium oliverai* Lent et Freitas, 1938 a)

Espèce non étudiée :

S. hassali (Price, 1929) n. comb.
(= *Heligmostrongylus hassali* Price, 1929)

Définition :

Pudicinae. Carène soutenue par 2 arêtes gauches plus fortes que les autres arêtes. Au moins 5 arêtes dorsales, plus de 6 arêtes ventrales. Arêtes dorsales et ventrales de taille sub-égale.

Côtes 4 plus courtes que les côtes 5. Côtes 9 bien développées, naissant haut sur la côte dorsale. Spicules longs et fins, à pointe simple.

— Parasites de Rongeurs Sciuridés américains. (Une espèce connue chez un Cricétidé).

— Espèce type : *Sciurodendrium hepaticum* (Lent et Freitas, 1938 a)

Remarques :

Le genre nous paraît dériver du genre *Heligmostrongylus* par augmentation du nombre des arêtes.

Il existe une forte convergence avec le genre *Brevistriata*, parasite de Sciuridés asiatiques, mais, chez ce dernier, les arêtes cuticulaires ont un système de bosses alternées et les côtes 4 sont plus longues que les 5. La bourse caudale des *Sciurodendrium*, avec sa côte dorsale profondément divisée et ses côtes 9 très individualisées, est bien typique de la faune sud-américaine.

Si l'on compare les Héligmosomes de Cricétidés et de Sciuridés sud-américains, on constate de profondes différences, bien que les uns et les autres soient arrivés en Amérique du Sud à peu près à la même période (fin du Pliocène). Nous verrons que les Cricétidés ont des parasites d'origine nord-américaine (à une exception près : *S. landauae*), alors que les Sciuridés, au contraire, acquièrent une faune parasitaire typiquement néotropicale (à une exception près : *S. hassali*).

Il semble que les lignées parasitaires les plus récentes aient migré sans difficultés avec leurs hôtes (Microtidés) par le détroit de Behring et se soient diversifiées au contact des Cricétidés nord-américains. Les Sciuridés, au contraire, parasités par la lignée *Heligmonella*, dont le cycle semble nécessiter des températures élevées, se seraient déparasités au cours de leur migration. Ils seraient ainsi arrivés indemnes d'Héligmosomes dans le Nouveau Monde et n'auraient acquis leur faune que très tardivement à partir du vieux rameau *Paraheligmonella*, celui-ci se trouvant en présence de niches écologiques vides.

Source : MNHN, Paris

VIII. — BREVISTRIATINAE n. sub. fam.

Heligmosomidae ; synlophe avec axe d'orientation des arêtes frontal ou presque frontal. Carène présente ou synlophe constitué par deux systèmes indépendants, l'un ventral presque longitudinal, l'autre dorsal très oblique. Comarêtes présentes ou absentes. Dans ce dernier cas, le nombre des arêtes dorsales est généralement supérieur à 5. Gradient de taille des arêtes nul ou de droite à gauche sur la face dorsale. Bourse caudale symétrique ou asymétrique. Côte dorsale divisée seulement dans sa moitié postérieure. Côtes 9 se détachant distalement des côtes 10.

— Parasites de Rongeurs « anciens » Hystricidés, Sciuridés et Gliridés.

— Régions holaretique et éthiopienne.

— Genres : *Cordicauda*, n. gen.
Paraheligmonina n. gen.
Brevistriata Travassos, 1937
Quentinstrongylus Durette-Desset, 1969 g

Genre *CORDICAUDA* n. gen.

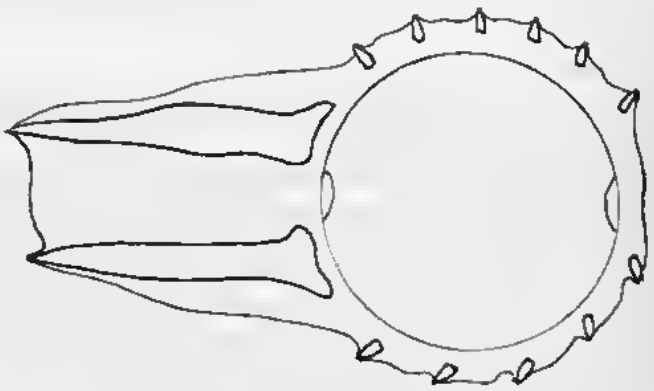


Fig. 47.

Espèces étudiées :

C. cordicauda (Durette-Desset, 1966 a) n. comb.
(= *Longistriata cordicauda* Durette-Desset, 1966 a)

C. levanhoai (Durette-Desset, 1966 a) n. comb.
(= *Longistriata levanhoai* Durette-Desset, 1966 a)

Définition :

Brevistriatinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes presque frontal. Carène soutenue par 2 arêtes gauches très hypertrophiées. 5 arêtes dorsales et 6 arêtes ventrales toutes égales entre elles, ou bien fusion des arêtes ventrales en une comarête.

Bourse caudale asymétrique, avec lobe dorsal hypertrophié. Côte dorsale divisée à sa partie distale. Spicules longs et fins, à pointe simple. Ovéjecteur très allongé.

— Parasites de Rongeurs Hystricidés orientaux.

— Espèce type : *Cordicauda cordicauda* (Durette-Desset, 1966 a)

Remarques :

Suivant le même processus que pour les genres néotropicaux précédents, ce genre doit dériver de formes proches du genre *Heligmonella*, que l'on trouve chez les Lagomorphes en Asie.

Chez l'une des deux espèces de ce petit genre, on retrouve le phénomène de fusion des arêtes ventrales en comarêtes, connu, entre autres, chez *Pudica* et chez certains *Paraheligmonina*.

Source : MNHN, Paris

Genre *PARAHELIGMONINA*
(Ortlepp, 1939 s. gen.)

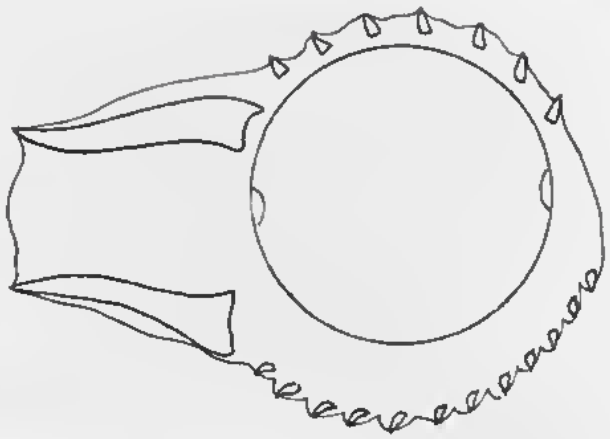


Fig. 48.

Synonyme :

Heligmobaylisia Mawson, 1961

Espèces étudiées :

P. magna (Baylis, 1928) n. comb. (cf. 1970 a)
(= *Heligmonella magna* Baylis, 1928)
[= *Heligmonina (Paraheligmonina) magna* (Baylis, 1928) Ortlepp, 1939]

P. adami (Durette-Desset, 1969 f) n. comb.
(= *Longistriata adami* Durette-Desset, 1969 f)

P. albareti (Durette-Desset, 1969 f) n. comb.
(= *Longistriata albareti* Durette-Desset, 1969 f)

P. atheruri (Durette-Desset, 1969 f) n. comb.
(= *Longistriata atheruri* Durette-Desset, 1969 f)

P. caillaudae (Durette-Desset, 1969 f) n. comb.
(= *Longistriata caillaudae* Durette-Desset, 1969 f)

P. gracilis (Leuckart, 1842) n. comb. (cf. 1969 c)
(= *Strongylus gracilis* Leuckart, 1842)
[= *Heligmosomum gracile* (Leuckart, 1842) Railliet et Henry, 1909]
(= *Longistriata schulzi* Schachnasarova, 1949)
(= *Longistriata elpatievskii* Schachnasarova, 1949)

P. mabokensis (Durette-Desset, 1970 a) n. comb.
(= *Longistriata mabokensis* Durette-Desset, 1970 a)

P. opi (Durette-Desset, 1970 f) n. comb.
(= *Longistriata opi* Durette-Desset, 1970 f)

P. paracaillaudae (Durette-Desset, 1970 f) n. comb.
(= *Longistriata paracaillaudae* Durette-Desset, 1970 f)

P. paradami (Durette-Desset, 1969 f) n. comb.
(= *Longistriata paradami* Durette-Desset, 1969 f)

P. paratheruri (Durette-Desset, 1969 f) n. comb.
(= *Longistriata paratheruri* Durette-Desset, 1969 f)

P. paratrifurcata (Durette-Desset, 1970 a) n. comb.
(= *Longistriata paratrifurcata* Durette-Desset 1970 a)

Source : MNHN, Paris

P. posterior (Durette-Desset, 1970 a) n. comb.
(= *Longistriata posterior* Durette-Desset, 1970 a)

P. quartanuda (Durette-Desset, 1970 a) n. comb.
(= *Longistriata quartanuda* Durette-Desset, 1970 a)

P. rara (Durette-Desset, 1970 a) n. comb.
(= *Longistriata rara* Durette-Desset, 1970 a)

P. streptocerca (Baylis, 1928) n. comb. (cf. 1970 a)
(= *Heligmonella streptocerca* Baylis, 1928)

P. tcheprakovne (Durette-Desset, 1969 f) n. comb.
(= *Longistriata tcheprakovae* Durette-Desset, 1969 f)

Espèce non étudiée :

P. trifurcata (Baylis, 1928) n. comb.
(= *Heligmonella trifurcata* Baylis, 1928)

Définition :

Brevistriatinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes frontal. Carène soutenue par 2 arêtes gauches hypertrophiées. Arêtes ventrales en nombre égal ou généralement supérieur à celui des dorsales, ces dernières étant souvent un peu plus grandes que les ventrales. Dans la majorité des cas, les arêtes ventrales sont égales entre elles et les dorsales également. Il peut exister cependant un gradient de droite à gauche pour les dorsales, ou bien il y a formation de comarêtes au moins dans la partie antérieure du corps.

Bourse caudale souvent asymétrique. Côtes 6 séparées des 5, souvent placées en diverticule à la base du tronc 4-5. Côte dorsale divisée seulement dans sa moitié postérieure. Spicules longs et fins, à pointe simple.

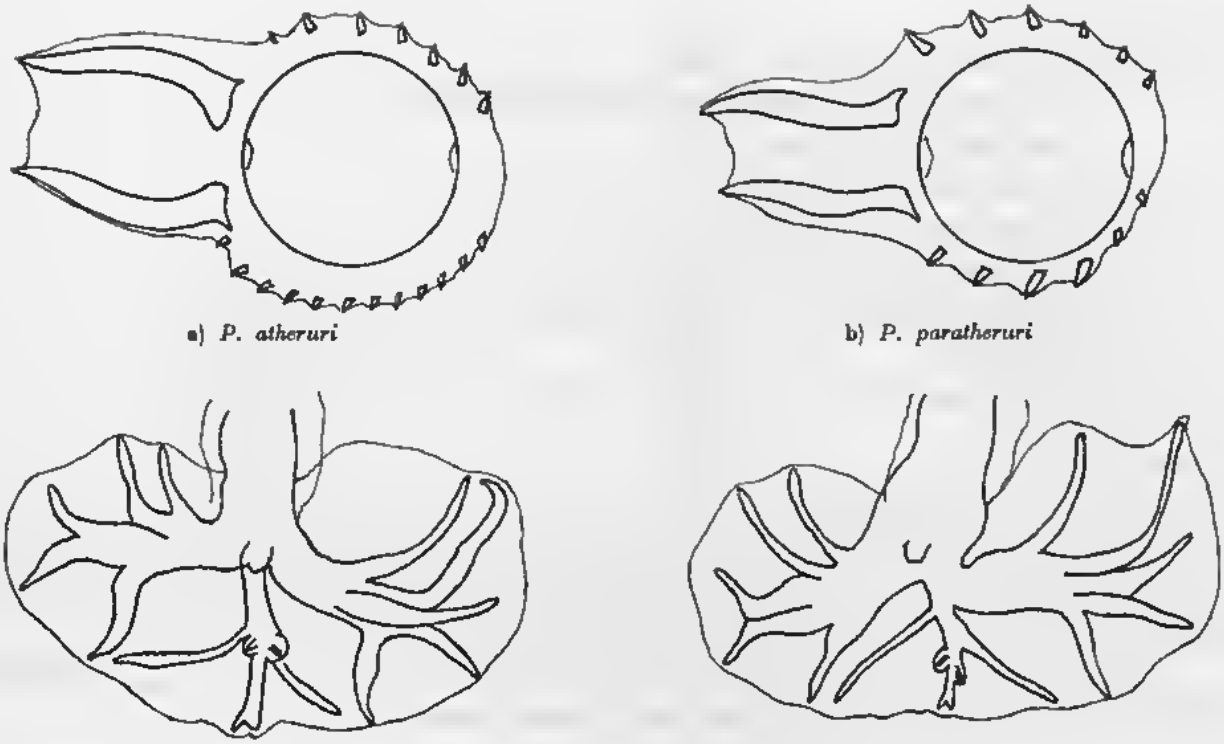
— Parasites de Rongeurs « anciens » : Hystricidés et Sciuridés éthiopiens, Gliridés éthiopiens et paléarctiques.
— Espèce type : *Paraheligmonina magna* (Baylis, 1928)

Remarques :

Le genre *Paraheligmonina* nous paraît issu du genre *Heligmonella* par le processus habituel qui conduit des structures asymétriques aux structures néoformées autour de l'axe frontal. C'est donc l'équivalent dans l'Ancien Monde des genres *Heligmostrongylus* et *Pudica* du Nouveau Monde.

La formation de comarêtes, qui conduit d'*Heligmostrongylus* à *Pudica*, se retrouve chez *Paraheligmonina*, mais nous avons préféré ne pas individualiser de sous-genres à ce sujet, car certaines espèces (*P. atheruri* et *P. paratheruri* par exemple), qui appartiendraient à 2 groupes différents, sont très proches par leurs autres caractères.

Source : MNHN, Paris



a) *P. atheruri* b) *P. paratheruri*

c) *P. atheruri* d) *P. paratheruri*

Fig. 49.

Genre *BREVISTRIATA* Travassos, 1937

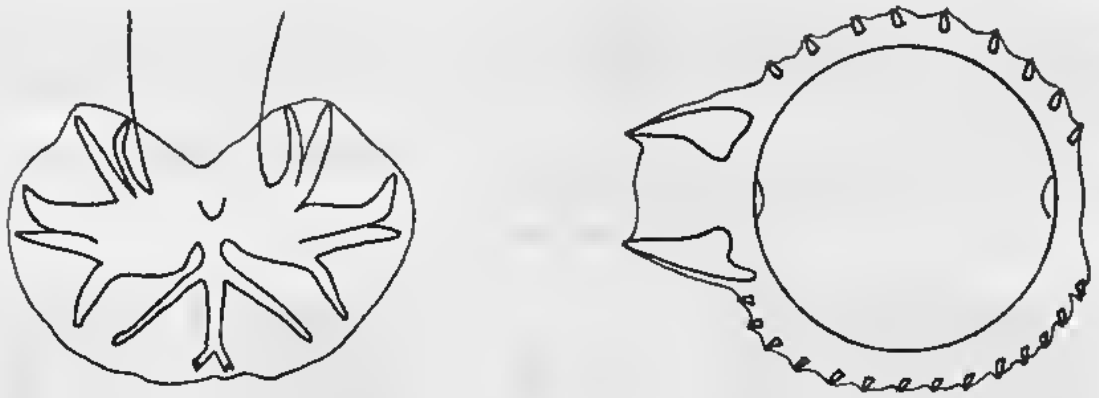


Fig. 50 Fig. 51

Synonyme :

Calypsostrongylus Schmidt, Myers et Kuntz, 1967

Espèces étudiées :

B. bergerardi Durette-Desset, 1970 h

B. inglisi nom. nov.

(= *B. skrjabini* sensu Inglis et Ogden, 1965)

(= *B. ogdeni* Durette-Desset, 1969 b, nec Schmidt, Myers et Kuntz, 1967)

B. longipene Durette-Desset et Chabaud, 1967

Source : MNHN, Paris

Espèces non étudiées :

B. skrjabini (Schulz et Luhimov, 1932)
(= *Longistriata skrjabini* Schulz et Lubimov, 1932)

B. callosciuri Supperer et Kutzer, 1963

B. cristata (Gedoelst, 1917) n. comb.
(= *Heligmosomum cristatum* Gedoelst, 1917)

B. ogdeni (Schmidt, Myers et Kuntz, 1967)
(= *Calypsostrongylus ogdeni* Schmidt, Myers et Kuntz, 1967)

B. sinensis Li, 1941

B. sundasciuri Schmidt, Myers et Kuntz, 1967

Définition :

Brevistriatinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes presque frontal. Carène soutenue par 2 arêtes gauches hypertrophiées (ou, dans certains cas, par de nombreuses petites arêtes avec conservation de la dilatation cuticulaire gauche). Arêtes dorsales et ventrales égales entre elles. Chaque arête est formée d'une série de bosses, ne constituant pas une ligne longitudinale simple, mais disposées alternativement à droite et à gauche d'une ligne médiane hypothétique.

Bourse caudale symétrique, avec lobe dorsal souvent bien développé. Côtes 4 aussi longues ou plus longues que les côtes 5. Spicules longs, fins, à pointe simple.

— Parasites de Rongeurs Sciuridés orientaux.

— Espèce type : *Brevistriata skrjabini* (Schulz et Luhimov, 1932)

Remarques :

Le genre *Brevistriata*, parasite de Sciuridés de la zone orientale, ressemble beaucoup au genre *Sciurodendrium*, parasite de Sciuridés des zones néarctique et néotropicale. L'analyse morphologique paraît indiquer l'existence d'une simple convergence, car les formes asiatiques se distinguent immédiatement par deux caractères.

1) Les séries de bosses cuticulaires ne constituent pas des lignes longitudinales simples, mais sont formées de bosses alternées à droite et à gauche.

2) Les côtes 4 sont aussi longues ou plus longues que les côtes 5.

a) *Sciurodendrium* FIG. 52. b) *Brevistriata*

A côté des *Brevistriata*, il existe, chez les Sciuridés orientaux, deux espèces (*Longistriata gola* Inglis et Ogden, 1965 et *Longistriata longispicularis* Singh, 1962 a), qui n'ont pas les bosses alternées caractéristiques du genre. Nous n'en connaissons pas le synlophe et ne savons pas si elles peuvent être incorporées au genre *Brevistriata*, ou s'il y a lieu d'en faire un sous-genre particulier (*Srivastavanema*), comme l'a proposé Singh (1962 a).

Source : MNHN, Paris

Genre *QUENTINSTRONGYLUS* Durette-Desset, 1969 g

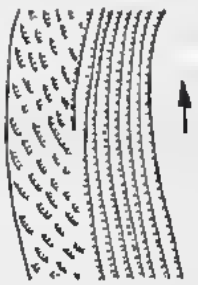


Fig. 53.

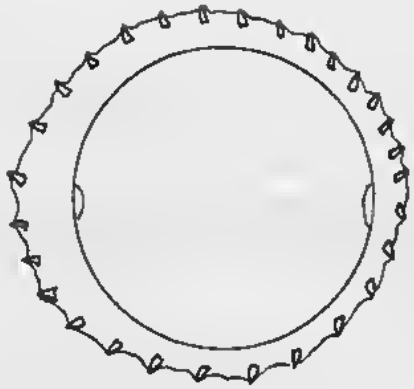


Fig. 54.

Espèce étudiée :

Quentinstrongylus graphiuri Durette-Desset, 1969 g

Définition :

Brevistriatinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes sub-frontal, constitué par 2 systèmes indépendants : l'un ventral, presque longitudinal, l'autre dorsal, très oblique. Arêtes nombreuses, égales entre elles.

Bourse caudale petite, symétrique, à côtes régulières, épaisses et courtes. Lobe dorsal relativement peu atrophié. Spicules peu allongés, à extrémité distale complexe.

— Parasites de Rongeurs Gliridés éthiopiens.

— Espèce type unique : *Quentinstrongylus graphiuri* Durette-Desset, 1969 g

Remarques :

Ce genre est très original. La division du synlophe en deux champs distincts ne se retrouve que chez certaines espèces très éloignées (*Heligmosomum mixtum*) et il s'agit donc d'une convergence.

A côté d'un synlophe très spécialisé, nous trouvons de nombreux éléments archaïques dans la bourse caudale et même dans la structure des spicules.

Il s'agit donc d'une lignée assez particulière et bien individualisée par rapport aux autres Brevistriatinae.

Source : MNHN, Paris

IX. — NIPPOSTRONGYLINAE n. sub. fam.

Heligmosomidae ; synlophe avec axe d'orientation des arêtes pouvant être dirigé selon les deux axes suivants : soit de la ligne ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche, soit de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale gauche, ou ayant une position intermédiaire entre ces deux axes. Seul le genre *Metheligmonella* peut avoir un axe d'orientation frontal. Carène absente ou très réduite, sauf chez *Metheligmonella* (dans ce cas, la symétrie dorso-ventrale devient presque parfaite par inversion du gradient de taille des arêtes ventrales). Nombre d'arêtes supérieur à 13, avec arêtes latérales hypertrophiées et gradient de taille des arêtes le plus souvent latéro-médian, ou arêtes très nombreuses, avec gradient de taille des arêtes nul, ou arêtes réduites faisant à peine saillie à la surface de la cuticule.

— Parasites de Rongeurs « récents » : Gerbillidés, Muridés, Microtidés du monde entier et Cricétidés du Nouveau Monde.

— Genres : *Orientostrongylus* Durette-Desset, 1970 m
Tenorastrongylus Durette-Desset, 1970 o
Nippostrongylus Lane, 1923
Austrostrongylus n. gen.
Neoheligmonella n. gen.
Heligmonina Baylis, 1928
Metheligmonella n. gen.
Boreostrongylus n. gen.
Hassalstrongylus n. gen.
Stilestrongylus Freitas, Lent et Almeida, 1937
Hypocristata n. gen.
Mammanidula Sadovskaja, 1952.

Genre *ORIENTOSTRONGYLUS* Durette-Desset, 1970 m

Espèces étudiées :

O. tenorai Durette-Desset, 1970 m
(= *Viannella chinensis* sensu Tenora, 1969, nec Erhardova, 1959)

O. chinensis (Erhardova, 1959) (cf. 1970 m)
(= *Viannella chinensis* Erhardova, 1959)

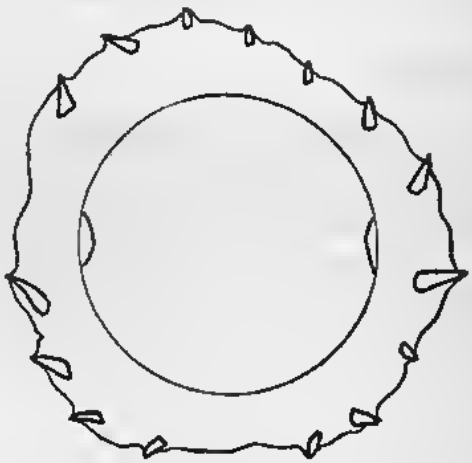


FIG. 55.

Espèce non étudiée :

O. brevispicularis (Singh, 1962 b)
(= *Longistriata brevispicularis* Singh, 1962 b)

Source : MNHN, Paris

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche. Arêtes peu nombreuses (15 à 20 environ), sans gradient de taille bien défini.

Bourse caudale sub-symétrique, aux côtes trapues et de longueur sub-égale. Côtes 2 et 3 disposées en V ; côtes 8 assez courtes ; côte dorsale courte et très épaisse, profondément divisée. Spicules courts, parfois à pointe complexe. Œufs peu nombreux.

— Parasites de Muridés et de Cricétidés orientaux.

— Espèce type : *Orientostrongylus tenorai* Durette-Desset, 1970 m

Remarques :

Le genre nous paraît avoir des caractères primitifs et synthétiques : synlophe avec axe d'orientation moins oblique que chez les autres genres de la sous-famille ; arêtes peu nombreuses et peu développées, sans gradient de taille bien défini ; bourse caudale à côtes courtes, épaisses, égales entre elles. Tronc de la côte dorsale très large. Spicules, au moins chez l'espèce type, à pointe complexe.

Dans notre conception, ce genre, peu différent d'un modèle très archaïque tel qu'*Heligmonella*, serait proche des formes qui ont pu donner naissance à l'explosion de tous les Héligmosomes récents (sauf *Heligmosomum* et *Heligmosomoides*) qui existent dans le monde entier chez les Muridés et les Microtidés et en Amérique du Sud chez les Cricétidés.

Genre *TENORASTRONGYLUS*
Durette-Desset, 1970 o

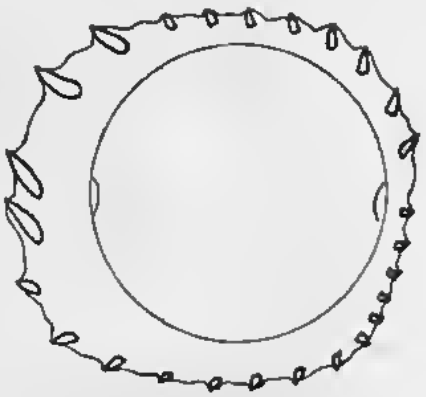


Fig. 56.

Espèces étudiées :

T. parvulus (Durette-Desset, 1966 b)
(= *Longistriata parvula* Durette-Desset, 1966 b)

T. afghanus (Tenora, 1969) (cf. 1970 o)
(= *Heligmostrongylus afghanus* Tenora, 1969)

T. speciosus Konno, 1958 n. comb. [1]
(= *Longistriata speciosa* Konno, 1958)
(= *Longistriata hokkaidensis* Chabaud, Rausch et Desset, 1963)
(= *Tenorastrongylus hokkaidensis* Durette-Desset, 1970 o)

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche ou gauche, dorsale-gauche. Quatre arêtes dorsales gauches plus développées que les autres et formant une « aile ».

Bourse caudale sub-symétrique, avec côte dorsale petite et profondément divisée (au moins aux 2/3 de sa longueur). Côtes 8 courtes, naissant à proximité de la division de la côte dorsale. Queue de la femelle très courte.

— Parasites essentiellement de Rongeurs Muridés dans le Vieux Monde.

— Espèce type : *Tenorastrongylus parvulus* (Durette-Desset, 1966 b)

1. Le Docteur Ohbayashi a eu l'obligeance de nous envoyer récemment des spécimens qu'il a identifiés comme *Longistriata speciosa* et qu'il avait récoltés à Temminck, au Japon. Nous avons alors conclu à l'identité de ses spécimens et de ceux que nous avons décrits en collaboration avec Chabaud et Rausch, 1963 chez le même hôte. *T. hokkaidensis* tombe donc en synonymie de *T. speciosus*.

Source : MNHN, Paris

Remarques :

Ce genre, proche d'*Austrostrongylus* ou de *Boreostrongylus*, est plus cosmopolite que les autres genres de la sous-famille, mais il faut noter que son spectre d'hôtes paraît centré sur *Mus musculus*, ce qui explique peut-être cette vaste dispersion.

Heligmonoides murina Baylis, 1928 pourrait très bien appartenir au même genre, étant donné le nombre élevé des arêtes, la forme de la côte dorsale et le parasitisme chez *Mus* et *Leggada*. Nous n'avons malheureusement pas pu étudier le synlophe, mais s'il se révélait du même type que celui de *parvulus*, le genre *Tenorastrongylus* tomberait automatiquement en synonymie d'*Heligmonoides*, puisque *H. murina* est l'espèce type de ce dernier.

Genre *NIPPOSTRONGYLUS* Lane, 1923

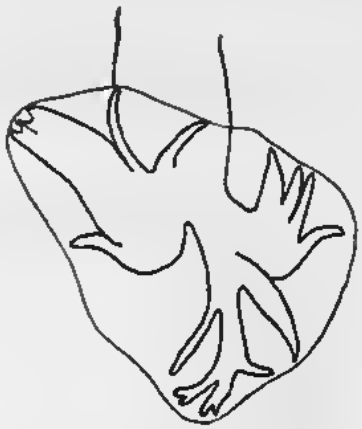


Fig. 57.

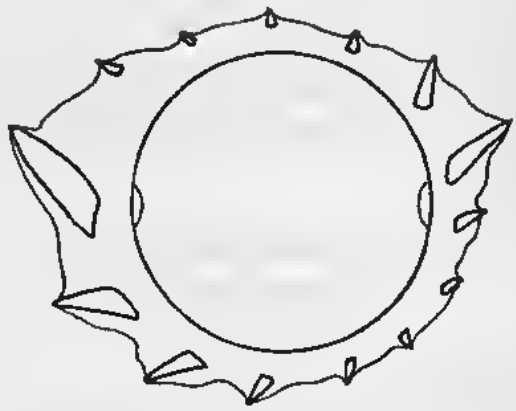


Fig. 58.

Synonyme :

Austroheligmonema Mawson, 1961

Espèces étudiées :

N. brasiliensis (Travassos, 1914) (cf. 1970 n)
(= *Heligmosomum brasiliense* Travassos, 1914)
(= *Heligmosomum muris* Yokogawa, 1922)

N. magnus (Mawson, 1961) (cf. 1969 h)
(= *Austroheligmonema magnum* Mawson, 1961)

N. rauschi Chabaud et Desset, 1966

N. rysavyi (Erhardova, 1959) (cf. 1970 n)
(= *Oswaldonema rysavyi* Erhardova, 1959)

N. typicus (Mawson, 1961) (cf. 1969 h)
(= *Austroheligmonema typicum* Mawson, 1961)

Espèce non étudiée :

N. djumachani (Tenora, 1969)
(= *Heligmostriata djumachani*, Tenora, 1969)

Source : MNHN, Paris

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche. Gradient de taille des arêtes latéro-médian au moins sur les faces dorsale et ventrale-gauche. Le nombre des arêtes est généralement de 14.

Bourse caudale fortement asymétrique, avec lobe droit plus développé. Côte dorsale assez courte divisée distalement en 4 rameaux.

— Parasites de Rongeurs Muridés orientaux et australiens et de Dermoptères.

— Espèce type : *Nippostrongylus brasiliensis* (Travassos, 1914)

Remarques :

Ce genre diffère d'*Orientostrongylus* par la morphologie de la bourse caudale, mais reste primitif par son synlophe. Il s'agit donc, pour nous, d'une évolution particulière, localisée aux régions orientale et australienne, car nous pensons avoir démontré que *N. brasiliensis*, parasite de *Rattus rattus*, n'est cosmopolite que depuis une date très récente (cf. Chabaud et Desset, 1966).

Genre *AUSTROSTRONGYLUS* n. gen.

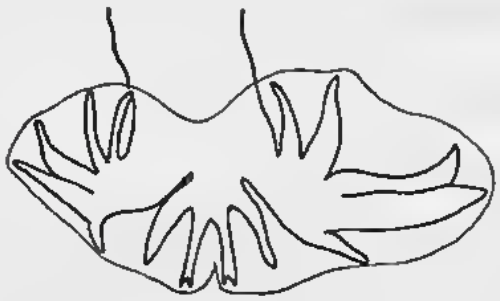


Fig. 59.

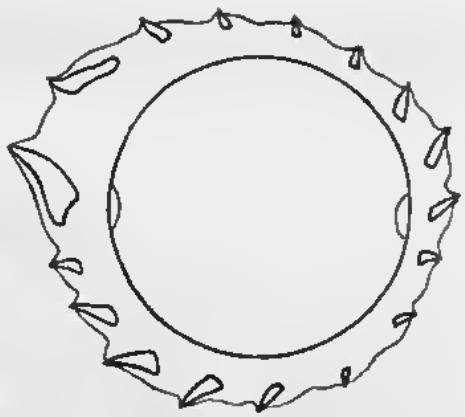


Fig. 60.

Espèces étudiées :

A. mackerrasae (Mawson, 1961) n. comb. (cf. 1969 h)
(= *Heligmonoides mackerrasae* Mawson, 1961)

A. brachybursus (Mawson, 1961) n. comb. (cf. 1969 h)
(= *Longistriata brachybursa* Mawson, 1961)

A. emanuelae (Mawson, 1961) n. comb. (cf. 1969 h)
(= *Heligmonoides emanuelae* Mawson, 1961)

A. mawsonae (Durette-Desset, 1969 h) n. comb.
(= *Heligmonoides mawsonae* Durette-Desset, 1969 h)

A. melomyos (Mawson, 1961) n. comb. (cf. 1969 h)
(= *Longistriata melomyos* Mawson, 1961)

A. polyrhabdote (Mawson, 1961) n. comb. (cf. 1969 h)
(= *Longistriata polyrhabdote* Mawson, 1961)

Source : MNHN, Paris

Espèce non étudiée :

A. uromyos (Mawson, 1961) n. comb.
(= *Longistriata uromyos* Mawson, 1961)

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche. Arêtes latérales hypertrophiées. Arête dorsale gauche presque aussi grande que la ventrale, d'où tendance à la formation de la carène, mais cette dernière reste de taille très modérée. Gradient de taille des arêtes latéro-médian, ou arêtes très nombreuses et sub-égales.

— Parasites de Rongeurs Muridés australiens.

— Espèce type : *Austrostrongylus mackerrasae* (Mawson, 1961)

Remarques :

Ce genre, qui représente l'extension de la lignée récente chez les Muridés australiens, est proche de ses homologues en Afrique (genre *Neoheligmonella*) et dans la région holarctique (genre *Boreostrongylus*).

L'élément le plus caractéristique paraît être la division de la côte dorsale et une tendance évolutive précoce vers l'asymétrie de la bourse caudale.

Quelques espèces, plus évoluées, ont un synlophe comparable à celui des parasites de Cricétidés sud-américains.

Genre *NEOHELIGMONELLA* n. gen.

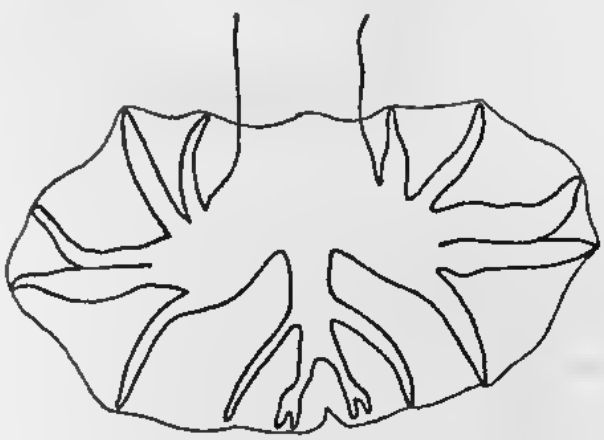


FIG. 61.

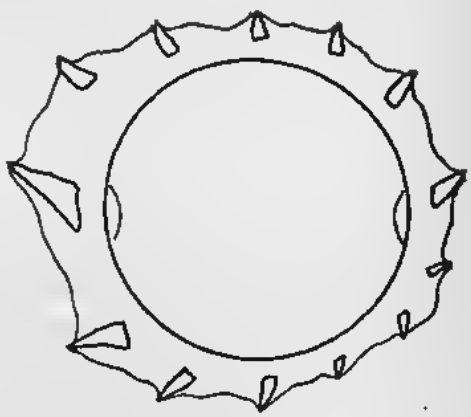


FIG. 62.

Espèces étudiées :

N. houini (Durette-Desset, 1970 e) n. comb.
(= *Longistriata houini* Durette-Desset, 1970 e)

N. bainae (Durette-Desset, 1970 e) n. comb.
(= *Longistriata bainae* Durette-Desset, 1970 e)

Source : MNHN, Paris

N. heimi (Desset, 1964) n. comb.
(= *Longistriata heimi* Desset, 1964)

N. lemniscomysi (Durette-Desset, 1970 e) n. comb.
(= *Longistriata lemniscomysi* Durette-Desset, 1970 e)

N. pseudospira (Durette-Desset, 1970 e) n. comb.
(= *Longistriata pseudospira* Durette-Desset, 1970 e)

Espèces non étudiées :

N. affinis (Baylis, 1928) n. comb.
(= *Heligmonella affinis* Baylis, 1928)

N. capensis (Ortlepp, 1939) n. comb.
(= *Longistriata capensis* Ortlepp, 1939)

N. gracilis (Baylis, 1928) n. comb.
(= *Heligmonella gracilis* Baylis, 1928)

N. impudica (Baylis, 1928) n. comb.
(= *Heligmonella impudica* Baylis, 1928)

N. kenyae (Yeh, 1958) n. comb.
(= *Longistriata kenyae* Yeh, 1958)

N. moennigi (Baylis, 1928) n. comb.
(= *Heligmonella moennigi* Baylis, 1928)

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche. Arêtes latérales hypertrophiées. Gradient de taille des arêtes latéro-médian sur la face dorsale et orienté de gauche à droite sur la face ventrale. Arêtes environ au nombre de 13.

Bourse caudale symétrique. Court tronc commun à la côte dorsale et aux côtes 8. Naissance de ces dernières généralement bien distante de la division de la côte dorsale ; côtes 8 souvent parallèles aux branches de la côte dorsale.

— Parasites de Rongeurs Muridés éthiopiens.
— Espèce type : *Neoheligmonella houini* (Durette-Desset, 1970 e)

Remarques :

Ce genre constitue la lignée éthiopienne de l'expansion des Héligmosomes à partir de ceux des Muridés asiatiques. C'est donc l'homologue d'*Austrostrongylus* (région australienne) et de *Boreostrongylus* (région holarctique).

L'élément le plus caractéristique paraît être la division de la côte dorsale, relativement peu atrophiée chez la plupart des espèces.

Source : MNHN, Paris

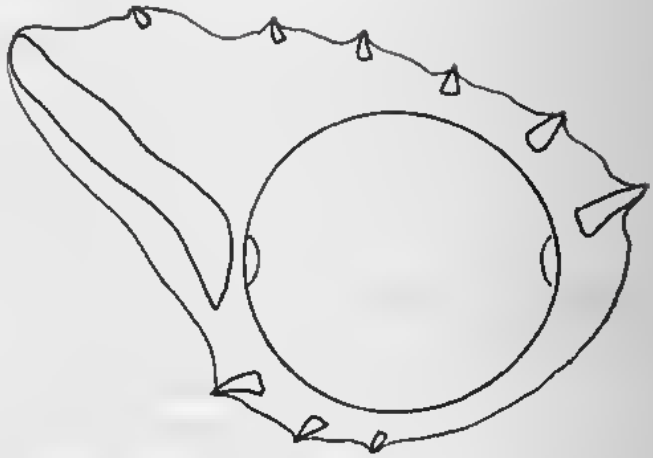


Fig. 63.

Genre *HELIGMONINA* Baylis, 1928

Synonymes :

Heligmospiroides Ortlepp, 1939

Trichobaylisia Travassos, 1937

Espèces étudiées :

H. chabaudi (Desset, 1964) n. comb.
(= *Longistriata chabaudi* Desset, 1964)

H. dupuisi (Desset, 1964) n. comb.
(= *Longistriata dupuisi* Desset, 1964)

H. hybomysi (Durette-Desset, 1966 b) n. comb.
(= *Longistriata hybomysi* Durette-Desset, 1966 b)

H. possompesi (Durette-Desset, 1966 b) n. comb.
(= *Longistriata possompesi* Durette-Desset, 1966 b)

H. spira (Ortlepp, 1939) n. comb.
(= *Heligmospiroides spira* Ortlepp, 1939)
(= *Longistriata chippauxi* Desset, 1964)
(= *Longistriata ortleppi* Desset, 1964) [1]

H. thamnomysi (Durette-Desset, 1966 b) n. comb.
(= *Longistriata thamnomysi* Durette-Desset, 1966 b)

Espèces non étudiées :

H. praomyos Baylis, 1928

H. aenomyos Baylis, 1928

H. cricetomyos Baylis, 1928
[= *Trichobaylisia cricetomyos* (Baylis, 1928) Travassos, 1937]

H. intermedia (Baylis, 1928)
(= *Heligmonella intermedia* Baylis, 1928)

H. stellenboschius (Ortlepp, 1939) n. comb.
(= *Heligmonoides stellenboschius* Ortlepp, 1939)

H. vogeli Khalil, 1932

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche. Arête latérale gauche très hypertrophiée. Arêtes de

1. Il est possible de reprendre le nom de *spira* Ortlepp, 1939, puisque *Longistriata spira* (Mönnig, 1927) est nommé *Heligmonella spira* Mönnig, 1927.

Source : MNHN, Paris

la face ventrale droite souvent absentes, surtout chez les formes les plus évoluées. Gradient de taille de droite à gauche sur la face dorsale et de gauche à droite sur la face ventrale [1].

Bourse caudale proche de celle de *Neoheligmonella*, mais réduction de la côte dorsale plus poussée et asymétrie constante.

— Parasites de Rongeurs Muridés éthiopiens, particulièrement dans le bloc forestier guinéo-congolais.

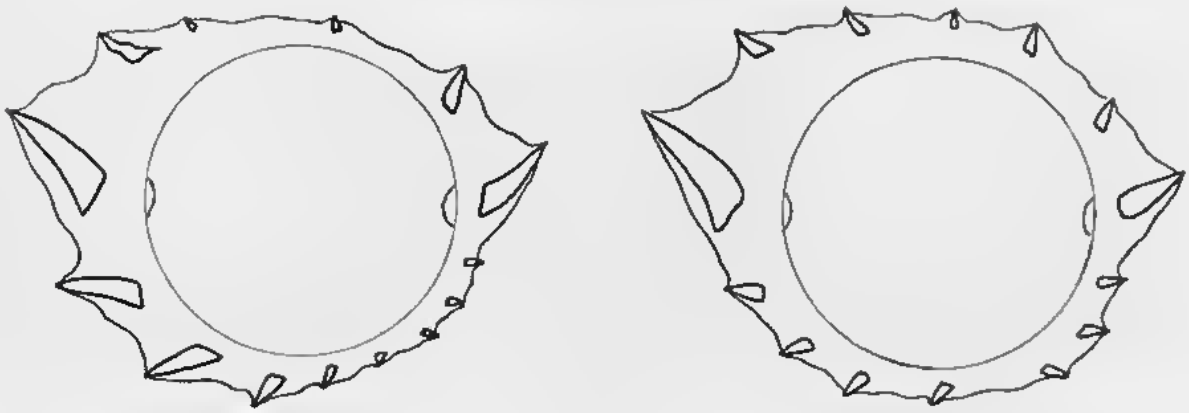
— Espèce type : *Heligmonina praomyos* Baylis, 1928.

Remarques :

Ce genre a été individualisé très clairement par Baylis, 1928 en se fondant sur l'élément essentiel : l'hypertrophie considérable de l'arête gauche.

Il s'agit, à notre avis, d'une spécialisation du genre *Neoheligmonella*, comme l'indiquent des formes de passage telles que *Neoheligmonella heimi* et *Heligmonina spira*.

Le synlophe de *Heligmonina spira*, particulièrement en avant du corps, est très proche de celui de *Neoheligmonella heimi*.



a) *Neoheligmonella heimi* FIG. 64. b) *Heligmonina spira*

Genre *METHELIGMONELLA* n. gen.

Espèces étudiées :

M. petteri (Desset, 1964) n. comb.
(= *Longistriata petteri* Desset, 1964)

M. petri (Durette-Desset, 1970 e) n. comb.
(= *Longistriata petri* Durette-Desset, 1970 c)

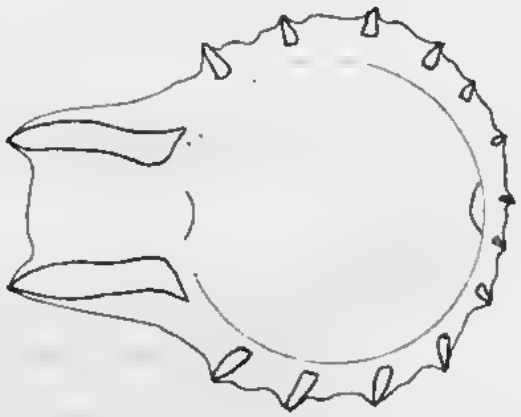


FIG. 65.

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes frontal, au moins dans la partie moyenne du corps du mâle. Carène bien développée. Gradient de taille des arêtes de gauche à droite sur les deux faces ou nul.

1. Nous avons constaté, chez une espèce non encore décrite, parasite d'un *Malacomys*, la formation de comarêtes comme chez *Pudica* et d'autres genres.

Source : MNHN, Paris

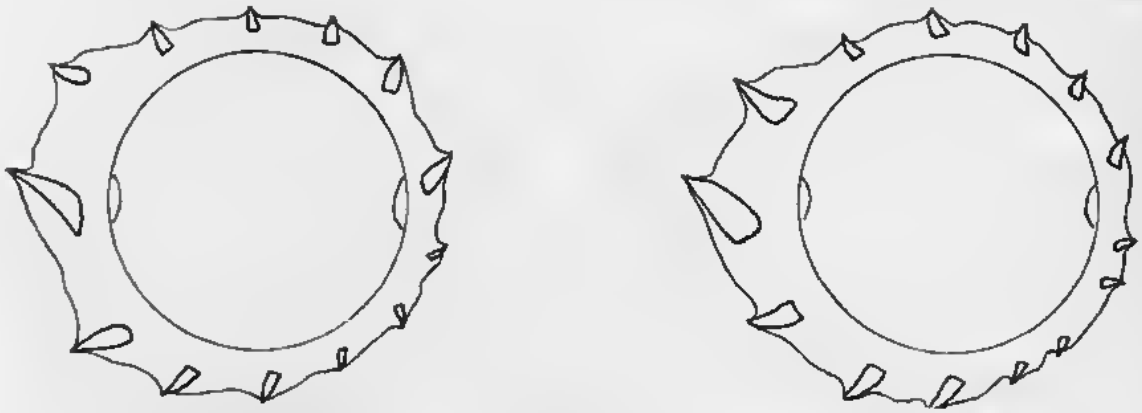
Bourse caudale symétrique, avec côte dorsale bien développée de type *Heligmonella*.

— Parasites de Rongeurs Muridés éthiopiens.

— Espèce type : *Metheligmonella petteri* (Desset, 1964)

Remarques :

Ce genre, par sa carène bien développée, évoque immédiatement les parasites de Rongeurs « anciens » et, en particulier, le genre *Paraheligmonina*, si bien que nous avons d'abord pensé à un phénomène de capture (cf. Durette-Desset, 1970 e). En réalité, le genre est bien différent, ne serait-ce que par le gradient de taille des arêtes, dont l'inversion chez *M. petri* rétablit une symétrie dorso-ventrale presque parfaite. L'étude du synlophe chez la femelle de *petteri*, au milieu du corps (fig. 66), moins caractéristique que celui du mâle (fig. 65), montre immédiatement qu'il s'agit de la même lignée que *Neoheligmonella*. Le genre *Metheligmonella* constitue donc, chez les Rongeurs « récents », une petite poussée évolutive presque identique à celle qui s'est produite, à une époque beaucoup plus ancienne, chez les Sciuridés, à partir de formes proches d'*Heligmonella*.



a) *Neoheligmonella* FIG. 66. b) *Metheligmonella petteri* ♀

Genre *BOREOSTRONGYLUS* n. gen.

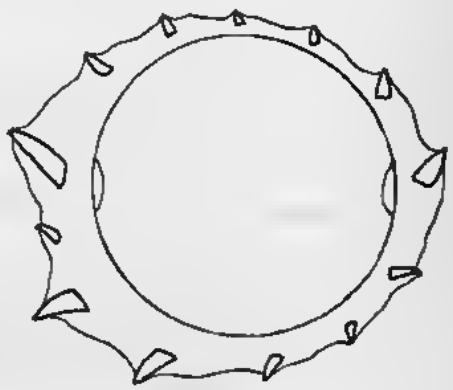


FIG. 67.

Espèces étudiées :

B. minutus (Dujardin, 1845) n. comb.

(= *Strongylus minutus* Dujardin, 1845)

[= *Heligmosomum minutum* (Dujardin, 1845) Railliet et Henry, 1909]

(= *Longistriata wolgaensis* Schulz, 1926)

[= *Longistriata minuta* (Dujardin, 1845) Durette-Desset, 1968 a]

B. kinsellai (Durette-Desset, 1969 d) n. comb.

(= *Longistriata kinsellai* Durette-Desset, 1969 d)

B. seurati (Travassos et Darriba, 1929) n. comb. (cf. 1969 d)

(= *Heligmosomum laevis* Seurat, 1915, nec Dujardin, 1845)

(= *Longistriata seurati* Travassos et Darriba, 1929)

Source : MNHN, Paris

Espèce non étudiée :

B. dalrymplei (Dikmans, 1935) n. comb.
(= *Longistriata dalrymplei* Dikmans, 1935)

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche. Arêtes latérales plus développées que les autres arêtes. Gradient de taille latéro-médian sur la face dorsale, de gauche à droite sur la face ventrale. Nombre d'arêtes compris entre 13 et 16.

Bourse caudale symétrique ou sub-symétrique. Côte dorsale divisée à la moitié de sa hauteur ou à son extrémité distale.

— Parasites de Rongeurs Microtidés et Gerbillidés holarctiques.

— Espèce type : *Boreostrongylus minutus* (Dujardin, 1845)

Remarques :

Le genre est proche d'*Austrostrongylus* et de *Neoheligmonella*. Il s'en différencie par le fait que les côtes 8 ne sont pas parallèles aux rameaux de la côte dorsale et que le nombre d'arêtes est supérieur à 13, ou bien que la côte dorsale n'est divisée qu'à l'apex.

Les ancêtres des Muridés paraissent s'être diversifiés et avoir explosé à partir de la zone orientale. Il semble qu'il en soit de même pour les Nippostrongylinae. Alors que les lignées australienne (*Austrostrongylus*, *Nippostrongylus*) et africaine (*Neoheligmonella*, *Heligmonina*) constituent des réussites évolutives extrêmement riches en espèces, la lignée holarctique (*Boreostrongylus*), au contraire, paraît beaucoup moins riche et, fait paradoxal, semble absente chez les Muridés sensu stricto.

Ceci s'explique vraisemblablement, d'une part, parce que les Muridés sont actuellement peu diversifiés dans la zone holarctique et, d'autre part, parce que les Heligmosominae, apparus plus tardivement, ont peut-être éliminé les Nippostrongylinae.

Genre *HASSALSTRONGYLUS* n. gen.

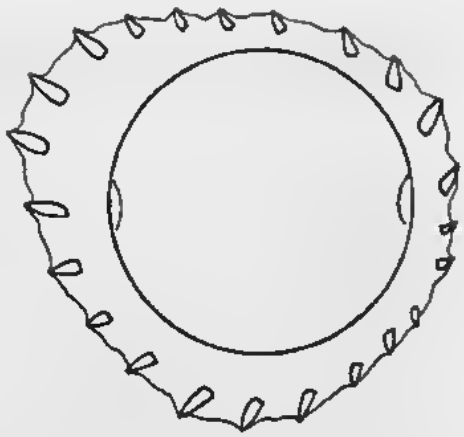


Fig. 68.

Espèces étudiées :

H. aduneus (Chandler, 1932) n. comb. (cf. 1971 b)
(= *Longistriata adunca* Chandler, 1932)

H. argentinus (Freitas, Lent et Almeida, 1937) n. comb. (cf. 1968 e)
(= *Longistriata argentina* Freitas, Lent et Almeida, 1937)

H. dollfusi (Diaz-Ungria, 1963) n. comb. (cf. 1969 a)
(= *Longistriata dollfusi* Diaz-Ungria, 1963)

H. epsilon (Travassos, 1937) n. comb. (cf. 1969 a)
(= *Longistriata epsilon* Travassos, 1937)

H. hoineffae (Durette-Desset, 1969 a) n. comb.
(= *Longistriata hoineffae* Durette-Desset, 1969 a)

H. musculi (Dikmans, 1935) n. comb. (cf. 1971 b)
(= *Longistriata musculi* Dikmans, 1935)

Source : MNHN, Paris

H. schadi (Durette-Desset, 1970 l) n. comb.
(= *Longistriata schadi* Durette-Desset, 1970 l)

Espèces non étudiées :

H. beta (Travassos, 1918) n. comb.
(= *Longistriata beta* Travassos, 1918)

H. mazzai (Freitas, Lent et Almeida, 1937) n. comb.
(= *Heligmonoides mazzai* Freitas, Lent et Almeida, 1937)

H. zeta (Travassos, 1937) n. comb.
(= *Longistriata zeta* Travassos, 1937)

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche. Arêtes nombreuses (19 à 24), de taille inégale. Les arêtes gauches, ventrales et dorsales, non par rapport au plan anatomique, mais par rapport à l'axe de symétrie fonctionnel (c'est-à-dire l'axe d'orientation des arêtes), sont plus développées que les autres (cf. fig. 68).

Bourse caudale symétrique ou sub-symétrique. Cône génital non hypertrophié.

— Parasites de Cricétidés et de Muridés américains.

— Espèce type : *Hassalstrongylus aduncus* (Chandler, 1932)

Remarques :

Le genre dérive de *Boreostrongylus*. Les arêtes sont plus nombreuses et s'organisent en une nouvelle symétrie presque parfaite autour de l'axe fonctionnel.

Genre *STILESTRONGYLUS* Freitas, Lent et Almeida, 1937

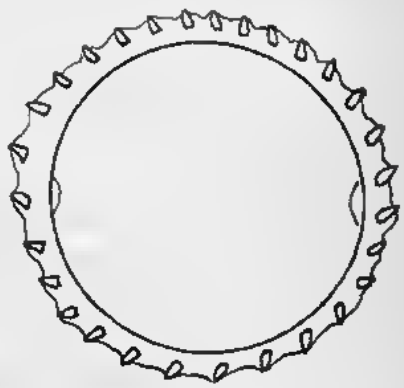


FIG. 69.

Synonyme :

Mirandaia Travassos, 1937

Espèces étudiées :

S. barusi Durette-Desset, 1970 l

S. dessetae Yoyotte-Vado, 1971

S. freitasi Durette-Desset, 1968 e

S. inexpectatus Durette-Desset et Tcheprakoff, 1969

S. renaudae Durette-Desset, 1970 l

Espèces non étudiées :

S. stilesi Freitas, Lent et Almeida, 1937

S. aculeata (Travassos, 1917) n. comb.
(= *Heligmosomum aculeatum* Travassos, 1918)

Source : MNHN, Paris

S. eta (Travassos, 1937) n. comb.
(= *Longistriata eta* Travassos, 1937)

S. riberoi (Travassos, 1937) n. comb.
(= *Mirandaia riberoi* Travassos, 1937)

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche. Arêtes nombreuses (plus de 24), petites et sub-égales. Bourse caudale généralement très asymétrique. Cône génital hypertrophié.

— Parasites de Rongeurs Cricétidés néotropicaux (une espèce connue chez un Echimyidé).
— Espèce type : *Stilestrongylus stilesi* Freitas, Lent et Almeida, 1937.

Remarques :

Le genre dérive d'*Hassalstrongylus* par un processus que nous avons déjà rencontré en Australie, c'est-à-dire une multiplication des arêtes et une réduction de leur taille.

Genre *HYPOCRISTATA* n. gen.

Espèces étudiées :

H. anguillula (Durette-Desset, 1970 l) n. comb.
(= *Longistriata anguillula* Durette-Desset, 1970 l)

H. thomasomysi (Durette-Desset, 1970 l)
(= *Longistriata thomasomysi* Durette-Desset, 1970 l)

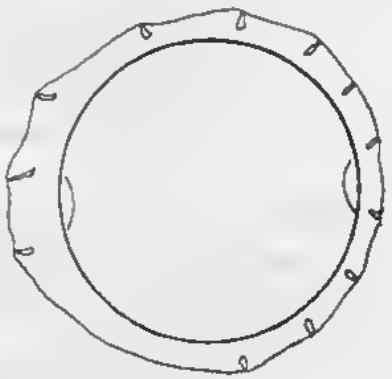


Fig. 70.

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe très fortement atrophié. Les arêtes sont très petites, égales ou sub-égales, et soulèvent à peine, ou pas du tout, la surface cuticulaire.

Œsophage allongé (1/5^{e} à 1/10^{e} de la longueur du corps). Bourse caudale symétrique ou sub-symétrique.

— Parasites de Rongeurs Cricétidés néotropicaux.
— Espèce type : *Hypocristata anguillula* (Durette-Desset, 1970 l)

Remarques :

Les vestiges des arêtes qui subsistent chez *H. thomasomysi* laissent supposer que ce genre est une hyperévolution des genres *Hassalstrongylus* et *Stilestrongylus*.

La gracilité du corps, l'allongement de l'œsophage et l'atrophie du synlophe évoquent une vie plus intra-tissulaire que celle des autres espèces, mais nous n'avons pas pratiqué d'autopsie et cette interprétation reste purement hypothétique.

Source : MNHN, Paris

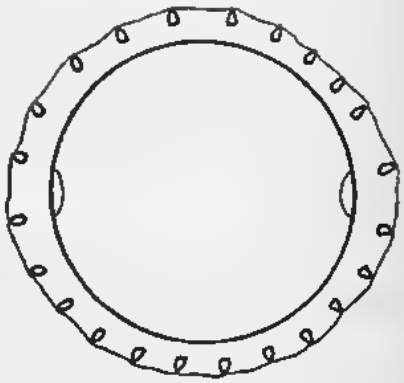


Fig. 71.

Genre *MAMMANIDULA* Sadovskaja, 1952

Synonymes :

Mammolongistriata Dubinin, 1953
Mastonema Mawson, 1961
Mammaniduloides Ohbayashi et Fujimaki, 1968

Espèce étudiée :

M. melomyos (Mawson, 1961) (cf. 1969 h)
(= *Mastonema melomyos* Mawson, 1961)

Espèces non étudiées :

M. asperocutis Sadovskaja, 1952
M. hokkaidensis (Ohbayashi et Fujimaki, 1968)
(= *Mammaniduloides hokkaidensis* Ohbayashi et Fujimaki, 1968)
M. mammovitae (Dubinin, 1953)
(= *Mammolongistriata mammovitae* Dubinin, 1953)

Définition :

Nippostrongylinae. Synlophe constitué d'arêtes nombreuses, petites, égales entre elles, orientées perpendiculairement à la paroi du corps, ou bien légère orientation de la droite vers la gauche sur la face ventrale.

Bourse caudale avec asymétrie nette, portant surtout sur les côtes 8 ou 6.

— Parasites des glandes mammaires de Rongeurs et d'Insectivores de l'Ancien Monde.
— Espèce type : *Mammanidula asperocutis* Sadovskaja, 1952

Remarques :

Le genre groupe des espèces parasites des glandes mammaires ; la réduction du synlophe s'explique donc aisément. Le fait qu'une espèce soit signalée chez un *Sorex*, et les autres chez des Muridés et des Microtidés, évoque l'idée d'un polyphylétisme et la conservation de genres distincts serait alors justifiée.

Cependant, les analogies morphologiques entre le parasite du *Sorex* en Russie et celui des Rongeurs au Japon sont tellement marquées que cette éventualité nous paraît peu vraisemblable et nous préférons ne conserver qu'un seul genre, qui, pour nous, serait issu des Nippostrongylinae.

Source : MNHN, Paris

X. — HELIGMOSOMINAE Travassos, 1914

Heligmosomidae ; synlophe formé de crêtes et non d'arêtes. Deirides sétiformes. Spicules longs et fins, avec axe chitinoïde dédoublé dans leur partie moyenne.

— Parasites de Microtidés, Muridés, Cricétidés, Sciuridés et Spalacidés.

— Région holarctique.

— Genres : *Heligmosomoides* Hall, 1916
Heligmosomum Railliet et Henry, 1909

Genre *HELIGMOSOMOIDES* Hall, 1916

Fig. 72.

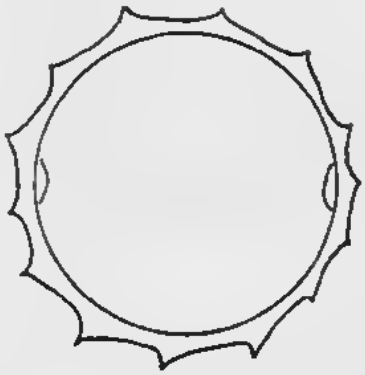


Fig. 73.

Synonymes :

Nematospira Walton, 1923

Nematospiroides Baylis, 1926

Sineosta Roé, 1929

Paranematospira Sprehn, 1935

Espèces étudiées :

H. laevis (Dujardin, 1845) (cf. 1968 a)
(= *Strongylus laevis* Dujardin, 1845)
[= *Heligmosomum laeve* (Dujardin, 1845) Railliet et Henry, 1909]
(= *Heligmosomoides linstowi* Hall, 1916 pro parte)
[= *Heligmosomoides polygyrus* sensu Boulenger, 1922 et la plupart des auteurs modernes à sa suite, nec Dujardin, 1845]

H. bullosus bullosus Durette-Desset, 1967 (cf. 1968 b)

H. bullosus matthewensis Durette-Desset, 1967 (cf. 1968 b)

Source : MNHN, Paris

H. caroliuensis (Dikmans, 1940) (cf. 1968 b)
(= *Nematospiroides carolinensis* Dikmans, 1940)

H. desportesi (Chabaud, Rausch et Desset, 1963)
(= *Heligmosomum desportesi* Chabaud, Rausch et Desset, 1963)

H. hudsoni (Cameron, 1937) (cf. 1968 b)
(= *Heligmosomum hudsoni* Cameron, 1937)

H. montanus Durette-Desset, 1967 (cf. 1968 b)

H. polygyrus corsicus Durette-Desset (cf. 1968 b)
(= *Heligmosomum polygyrum corsicum* Durette-Desset, 1967)

H. polygyrus polygyrus (Dujardin, 1845) (cf. 1968 a)
(= *Strongylus polygyrus* Dujardin, 1845)
[= *Heligmosomum polygyrum* (Dujardin, 1845) Railliet et Henry, 1909]
(= *Nematospiroides dubius* Baylis, 1926)
(= *Heligmosomoides skrjabini* Schulz, 1926)
(= *Sincosta aberrans* Roé, 1929)
(= *Paranematospira muris* Sprehn, 1935)
(= *Heligmosomum azerbaidjani* Schachnasarova, 1949)
(= *Heligmosomum kratochvili* Tenora et Barus, 1955)

H. tenorai Durette-Desset, 1967 (cf. 1968 b)

H. travassosi Schulz, 1926 (cf. 1971 c)

H. wisconsinensis Durette-Desset, 1967 (cf. 1968 b)

Espèces non étudiées :

H. glareoli Baylis, 1928

H. juvenus (Kirschenblatt, 1949)
(= *Heligmosomum juvenum* Kirschenblatt, 1949)

H. kurilensis (Nadtochii, 1966)
(= *Heligmosomum kurilensis* Nadtochii, 1966)

H. microti (Kuns et Rausch, 1950)
(= *Nematospiroides microti* Kuns et Rausch, 1950)

H. moldovensis (Andreyko, 1963)
(= *Heligmosomum moldovensis* Andreyko, 1963)

H. longicirratus (Schulz, 1954)
(= *Heligmosomum longicirratum* Schulz, 1954)

H. longispiculatus (Dikmans, 1940)
(= *Nematospiroides longispiculatus* Dikmans, 1940)

H. longispiculus (Tokobaev et Erkulov, 1966)
(= *Heligmosomum longispiculum* Tokobaev et Erkulov, 1966)

H. schulzi (Nadtochii, 1966)
(= *Heligmosomum schulzi* Nadtochii, 1966)

H. spalacis (Kirschenblatt, 1965)
(= *Heligmosomum spalocis* Kirschenblatt, 1965)

Source : MNHN, Paris

H. tatricus (Erhardova, 1955)

(= *Heligmosomum tatricum* Erhardova, 1955)

H. turgidus (Walton, 1923)

(= *Nematospira turgida* Walton, 1923)

[= *Heligmosonum turgidum* (Walton, 1923) Skrjabin et Schulz, 1952]

H. yorkei Schulz, 1926

Définition :

Heligmosominae. Synlophe avec crêtes cuticulaires longitudinales, hypertrophiées généralement sur la face ventrale.

Enroulement du corps selon une spire habituellement serrée.

Bourse caudale légèrement ou fortement asymétrique, le lobe droit étant presque toujours le plus développé. Pointes distales des spicules aiguës, non réunies par une membrane.

— Parasites de Microtidés et Muridés holarctiques et de Spalacidés et Cricétidés paléarctiques.

— Espèce type : *Heligmosomoides laevis* (Dujardin, 1845)

Remarques :

Ainsi que Hall, 1916, Skrjabin et coll., 1954 l'ont noté, le genre *Heligmosomoides* dérive du genre didelphe *Citellinema* Hall, 1916, parasite de Sciuridés (cf. Durette-Desset, 1969 e).

L'analyse morphologique nous a conduite à penser (1967) que le genre s'est adapté à des Microtidés d'Europe Centrale et a subi une série de spéciations successives, de façon centrifuge, avec des espèces faiblement différenciées dans les zones proches du centre de dispersion (*H. tatricus*, *H. glareoli*), puis une évolution de plus en plus marquée à mesure qu'on s'éloigne vers l'Est, pour arriver finalement aux formes très spécialisées d'Amérique du Nord.

Les phénomènes de capture se sont effectués exclusivement en Europe à partir de formes proches de l'espèce primitive : *H. laevis* et ont conduit à des espèces dont la morphologie est plus évoluée, chez les Muridés, les Spalacidés, les Cricétidés et les Sciuridés.

H. ussuriensis Lubimov, 1932 pourrait être un *Citellinema*, car la vulve a une position très antérieure pour un Héligmosome et l'auteur pourrait avoir attribué son espèce au genre *Heligmosomoides* par erreur.

Genre *HELIGMOSOMUM* Railliet et Henry, 1909

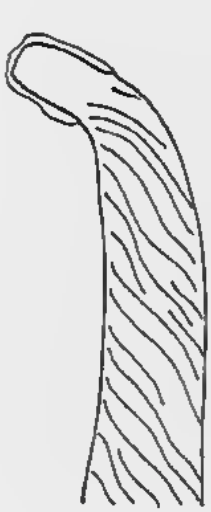


Fig. 74.

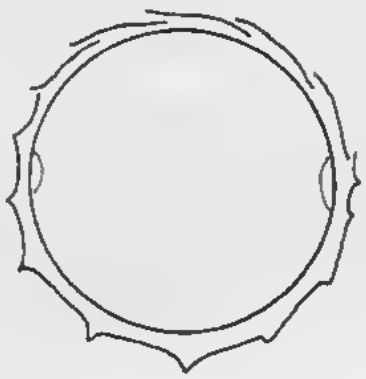


Fig. 75.

Source : MNHN, Paris

Espèces étudiées :

H. costellatum (Dujardin, 1845) (cf. Desportes, 1943)
(= *Strongylus costellatus* Dujardin, 1845)

H. mixtum Schulz, 1954 (cf. 1968 a)
(= *Heligmosomum costellatum* sensu Travassos et Darriba, 1929)

H. nearcticum Durette-Desset, 1967 (cf. 1968 a)

H. yamagutii Chabaud, Rausch et Desset, 1963 (cf. 1968 a)

Espèces non étudiées :

H. borealis (Schulz, 1930)

H. halli (Schulz, 1926)

H. petrovi Krotov, 1959

Définition :

Heligmosominae. Synlophe avec crêtes cuticulaires, obliques au moins sur la face dorsale, aucune n'étant hypertrophiée.

Enroulement du corps selon une spire habituellement lâche. Bourse caudale symétrique ou légèrement asymétrique avec un lobe droit plus développé. Pointes distales des spicules réunies par une même membrane.

— Parasites de Microtidés holarctiques.

— Espèce type : *Heligmosomum costellatum* (Dujardin, 1845)

Remarques :

Comme pour *Heligmosomoides*, dont il dérive vraisemblablement, le genre paraît s'être inféodé aux Microtidés d'Europe Centrale et avoir subi une évolution centrifuge, soit vers l'Est (*yamagutii*), soit vers le Nord et le Nord-Est (*halli*, *borealis*, *nearcticum*), soit vers l'Ouest (*costellatum*). Il n'y a pas de phénomène de capture.

Source : MNHN, Paris

B. — TABLEAU DICHOTOMIQUE DES GENRES DE LA FAMILLE DES HELIGMOSOMIDAE [1]

1 — (60) Synlophe constitué par des arêtes (fig. 76 a). Axe chitinoïde de la partie moyenne du spicule normal (fig. 76 b).

2 — (57) Synlophe bien développé avec arêtes saillantes et à pointe aiguë (fig. 76 a).

3 — (8) Synlophe à symétrie bilatérale normale (fig. 76 c).

4 — (7) Synlophe à symétrie également dorso-ventrale. Arêtes égales, orientées perpendiculairement à la paroi du corps (fig. 76 d).

5 — (6) Spicules à pointe aiguë (fig. 76 e). Côtes 8, naissant sur le tronc de la côte dorsale (fig. 76 f).
Parasites de Ruminants éthiopiens..... *Impalaia*

6 — (5) Spicules à pointe spatulée (fig. 76 g). Côtes 8 naissant à la racine de la côte dorsale (fig. 76 h).
Parasites de Bathyergidés éthiopiens..... *Ortleppstrongylus*

7 — (4) Synlophe n'ayant pas de symétrie dorso-ventrale. Orientation générale des arêtes du ventre vers le dos (fig. 76 e).
Parasites de Xénarthres néotropicaux..... *Moennigia*

8 — (3) Synlophe n'ayant pas de symétrie bilatérale (fig. 76 i).

9 — (14) Faces latérales inermes (fig. 76 j).

10 — (11) Synlophe constitué seulement par 3 arêtes ventrales (fig. 76 k).
Parasites de Marsupiaux du Nouveau Monde..... *Viannaia*

11 — (10) Synlophe avec arêtes dorsales et ventrales (fig. 76 j).

12 — (13) Nombre d'arêtes supérieur à 8.
Parasites de Caviomorphes et de Primates néotropicaux..... *Viannella*

13 — (12) 4 arêtes ventrales et 4 arêtes dorsales.
Parasites de Soricidés holarctiques..... *Longistriata*

14 — (9) Au moins une des faces latérales pourvue d'arêtes (fig. 76 l).

15 — (16) Les deux arêtes droites sont symétriques par rapport à l'axe frontal et situées dans le prolongement l'une de l'autre perpendiculairement à cet axe (fig. 76 m), ou bien l'arête dorsale droite seulement est orientée perpendiculairement à l'axe frontal (fig. 77 a). 8 à 10 arêtes en plus de la carène.
Parasites de Rongeurs Geomyoidea du Nouveau Monde..... *Vexillata*

16 — (15) Les deux arêtes droites ne sont pas dans le prolongement l'une de l'autre (fig. 76 i).

17 — (22) Carène absente (fig. 76 i) et nombre d'arêtes égal ou inférieur à 13 ; (s'il y en a 13, la côte dorsale est divisée à son tiers antérieur) (fig. 77 b).

18 — (19) Face dorsale gauche inerme (fig. 76 l). Spicules à pointes complexes (fig. 77 c), apparemment soudés l'un à l'autre dans leur partie distale (fig. 77 d).
Parasites de Talpidés paléarctiques..... *Tricholinstowia*

1. Les éléments particuliers de la terminologie employée sont définis chapitre II.

Source : MNHN, Paris

19 — (18) Face dorsale gauche portant au moins une arête. Spicules longs et fins à pointe simple (fig. 76 e).
Parasites de Rongeurs et de Lagomorphes.

20 — (21) Toutes les arêtes dorsales continues (fig. 77 e). Côte dorsale divisée distalement (fig. 77 f).
Parasites de Rongeurs archaïques éthiopiens et de Lagomorphes paléaretiques et orientaux ..... *Heligmonella*

21 — (20) 4 arêtes dorsales discontinues (fig. 77 g). Côte dorsale divisée dans son tiers antérieur (fig. 77 b).
Parasites de Rongeurs Echimyidés néotropicaux..... *Paraheligmonella*

22 — (17) Carène présente ou, si elle est absente, nombre d'arêtes égal ou supérieur à 13 ; (s'il y en a 13, la côte dorsale est divisée dans sa moitié postérieure (fig. 77 f).

23 — (56) Symétrie dorso-ventrale du synlophe imparfaite (fig. 76 a).

24 — (39) Carène bien développée (fig. 76 a).
Parasites de Rongeurs « anciens » : Caviomorphes, Hystricidés, Sciuridés, Gliridés.

25 — (32) Côte dorsale divisée dans sa moitié antérieure (fig. 77 h).
Parasites de Rongeurs du Nouveau Monde.

26 — (31) Carène soutenue par 2 arêtes hypertrophiées (fig. 76 a).

27 — (28) Une ou plusieurs comarêtes (fig. 77 i).
Parasites de Rongeurs Caviomorphes : Dasyproctidés et Echimyidés..... *Pudica*

28 — (27) Comarêtes absentes (fig. 76 a).

29 — (30) 5 arêtes dorsales et 6 arêtes ventrales (fig. 76 a).
Parasites de Rongeurs Caviomorphes : Dasyproctidés, Echimyidés, Myocastoridés et Erethizontidés ..... *Heligmostrongylus*

30 — (29) Au moins 5 arêtes dorsales et plus de 6 arêtes ventrales (fig. 77 j).
Parasites de Rongeurs Sciuridés (et d'un Cricétidé)..... *Sciurodendrium*

31 — (26) Carène soutenue par une arête ventrale hypertrophiée et une arête dorsale normale (fig. 77 k).
Parasites de Rongeurs Capromyinés (Cuba)..... *Pseudoheligmosomum*

32 — (25) Côte dorsale divisée dans sa moitié postérieure (fig. 77 l).
Parasites de Rongeurs de l'Ancien Monde.

33 — (38) Synlophe constitué d'arêtes longitudinales (fig. 77 m).

34 — (35) Lobe dorsal de la bourse caudale très hypertrophié (fig. 78 a).
Parasites d'Hystricidés orientaux..... *Cordicauda*

35 — (34) Lobe dorsal de la bourse caudale non hypertrophié (fig. 78 b).

36 — (37) Arêtes continues (fig. 77 e).
Parasites d'Hystricidés, Sciuridés et Gliridés éthiopiens ou paléarctiques..... *Paraheligmonina*

37 — (36) Arêtes interrompues (fig. 78 c).
Parasites de Sciuridés orientaux..... *Brevistriata*

38 — (33) Synlophe constitué par deux systèmes indépendants, le ventral presque longitudinal, le dorsal très oblique (fig. 78 d).
Parasites de Rongeurs Gliridés éthiopiens..... *Quentinstrongylus*

Source : MNHN, Paris

39 — (24) Carène absente (fig. 76 i) ou réduite (fig. 78 e).
Parasites de Rongeurs « réeents » : Crieétidés, Gerbillidés, Muridés et Microtidés.

40 — (41) Bourse eaudale avec eôtes trapues, de longueur sub-égale. Tronc de la côte dorsale épais (fig. 78 f).
Parasites de Muridés et Crieétidés orientaux..... *Orientostrongylus*

41 — (40) Bourse eaudale avec eôtes normalement allongées. Tronc de la côte dorsale normal (fig. 78 g).

42 — (43) 4 arêtes (2 dorsales, 2 ventrales) plus développées que les autres sur la face gauche du corps (fig. 78 h).
Parasites essentiellement de Rongeurs Muridés (*Mus*) de l'Aneien Monde..... *Tenorastrongylus*

43 — (42) 1, 2 ou pas d'arêtes plus développées que les autres sur la faee gauche du corps.

44 — (55) Cône génital non hypertrophié (fig. 78 f).

45 — (46) Bourse eaudale fortement asymétrique avee côte dorsale assez eourte, divisée distalement en 4 rameaux (fig. 78 i). Arêtes peu nombreuses (généralement 14), sans hypertrophie particulière de l'arête gauehe (fig. 78 j).
Parasites de Muridés orientaux et australiens et de Dermoptères orientaux..... *Nippostrongylus*

46 — (45) Bourse caudale symétrique ou légèrement asymétrique.

47 — (48) Absenee de trone commun à la côte dorsale et aux eôtes 8. La côte dorsale donne immédiatement naissanee aux côtes 8, puis se divise aussitôt en deux troncs (fig. 79a).
Parasites de Muridés australiens..... *Austrostrongylus*

48 — (47) Présenee d'un trone eommun à la côte dorsale et aux eôtes 8 (fig. 79 b).

49 — (54) Synlophe avee moins de 19 arêtes.

50 — (51) Arête gauehe très hypertrophiée (fig. 79 e). Bourse caudale asymétrique.
Parasites de Muridés éthiopiens, surtout dans le bloc forestier guineo-congolais..... *Heligmonina*

51 — (50) Arête gauche non partieulièrement hypertrophiée (fig. 78 j). Bourse caudale symétrique.

52 — (53) 13 arêtes cuticulaires. Côtes 8 ayant un trajet à peu près parallèle à celui des rameaux de la eôte dorsale ; cette dernière est divisée assez loin de ses terminaisons (fig. 79 d).
Parasites de Muridés éthiopiens..... *Neoheligmonella*

53 — (52) Côte dorsale divisée à l'apex et plus de 13 arêtes, ou l'un seulement de ees deux caractères. Côtes 8 non parallèles à la côte dorsale ou à ses rameaux (fig. 79 e).
Parasites de Mierotidés et de Gerbillidés holaretiques..... *Boreostrongylus*

54 — (49) Synlophe avec 19 à 24 arêtes.
Parasites de Cricétidés du Nouveau Monde..... *Hassalstrongylus*

55 — (44) Cône génital hypertrophié. Arêtes nombreuses, sub-égales.
Bourse généralement asymétrique (fig. 79 f).
Parasites de Cricétidés néotropicaux..... *Stilestrongylus*

56 — (23) Symétrie dorso-ventrale du synlophe presque parfaite, au moins chez le mâle. Carène bien développée (fig. 79 g).
Parasites de Muridés éthiopiens..... *Metheligmonella*

Source : MNHN, Paris

57 — (2) Synlophe réduit avec arêtes à pointe mousse, à peine saillantes au-dessus de la cuticule (fig. 79 h).

58 — (59) Corps relativement trapu. Œsophage normal. Arêtes nombreuses, petites, égales.
Parasites de glandes mammaires de Rongeurs et d'Insectivores de l'Ancien Monde.... *Mammanidula*

59 — (58) Corps très mince. Œsophage allongé. Arêtes peu nombreuses, inégales (fig. 79 i), ou ne subsistant que sur la face gauche.
Parasites de Cricétidés néotropicaux..... *Hypocristata*

60 — (1) Synlophe constitué par des crêtes (fig. 79 j). Axe chitinoïde de la partie moyenne du spicule dédoublé (fig. 79 k).

61 — (62) Crêtes toutes longitudinales, (fig. 79 l) hypertrophiées ventralement.
Parasites de Rongeurs (surtout Microtidés) holarctiques..... *Heligmosomoides*

62 — (61) Crêtes obliques au moins sur la face dorsale, aucune n'étant hypertrophiée (fig. 79 m).
Parasites de Microtidés holarctiques..... *Heligmosomum*

Source : MNHN, Paris

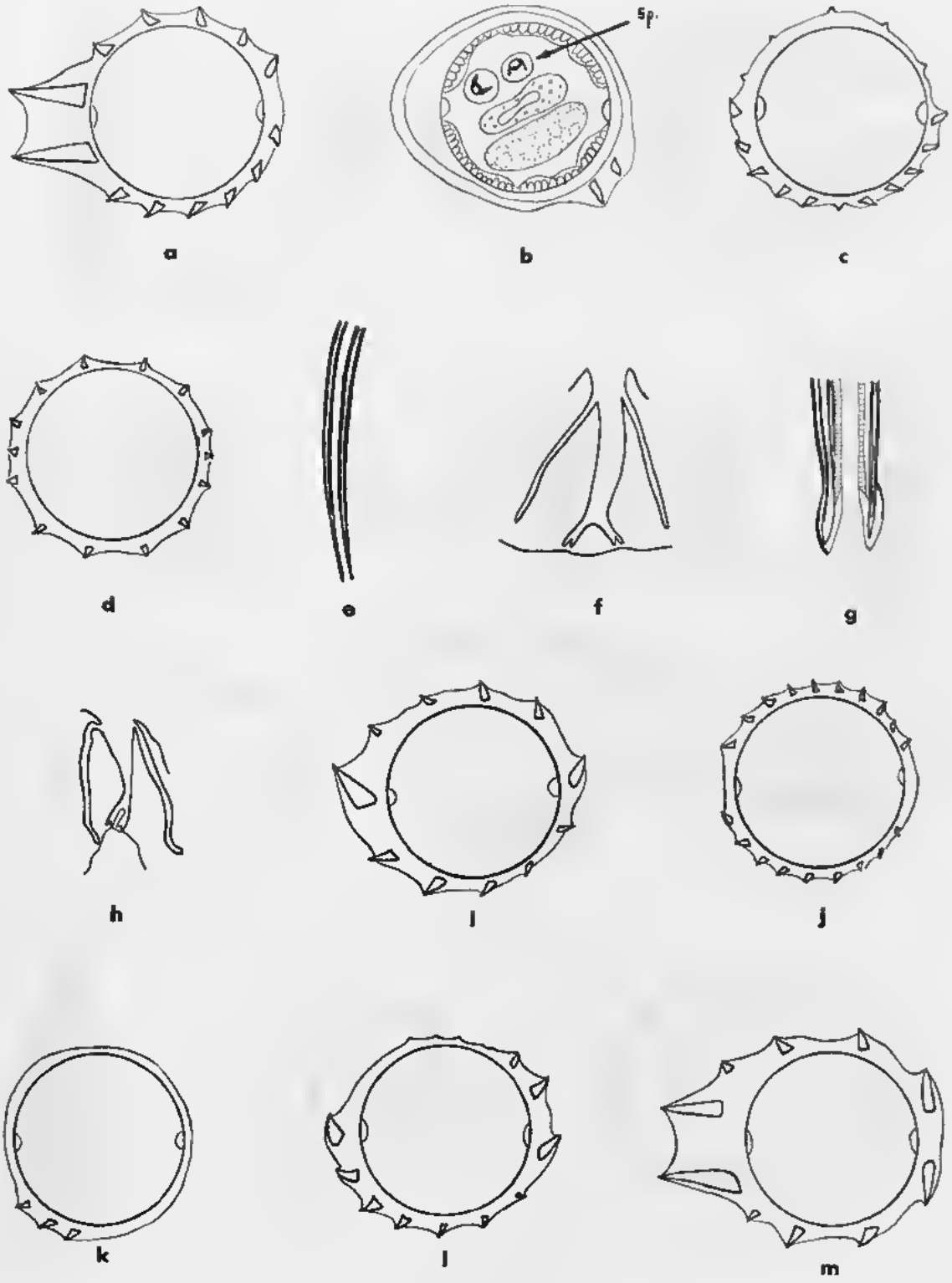


Fig. 76.

Source : MNHN, Paris

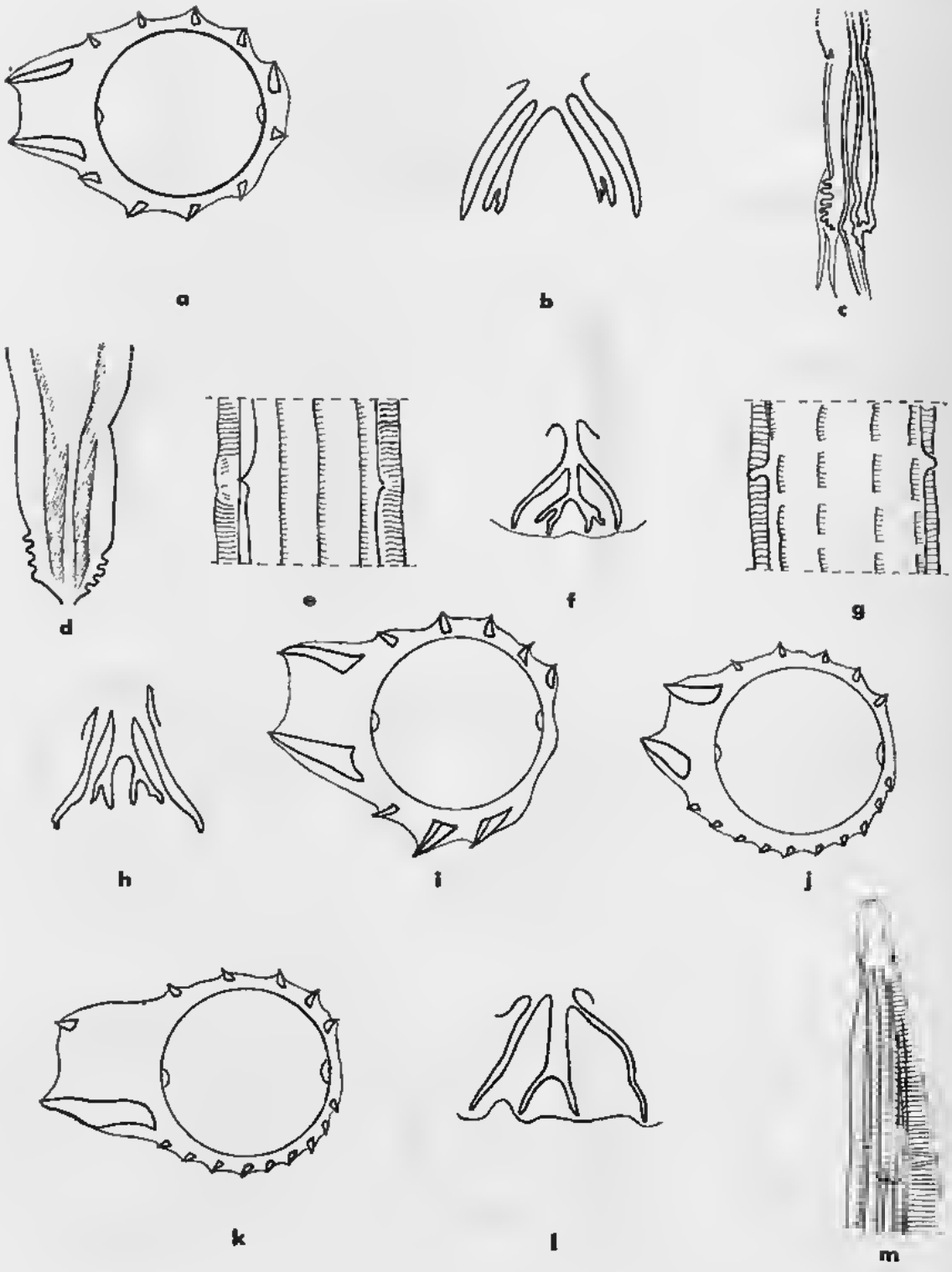


Fig. 77.

Source : MNHN, Paris

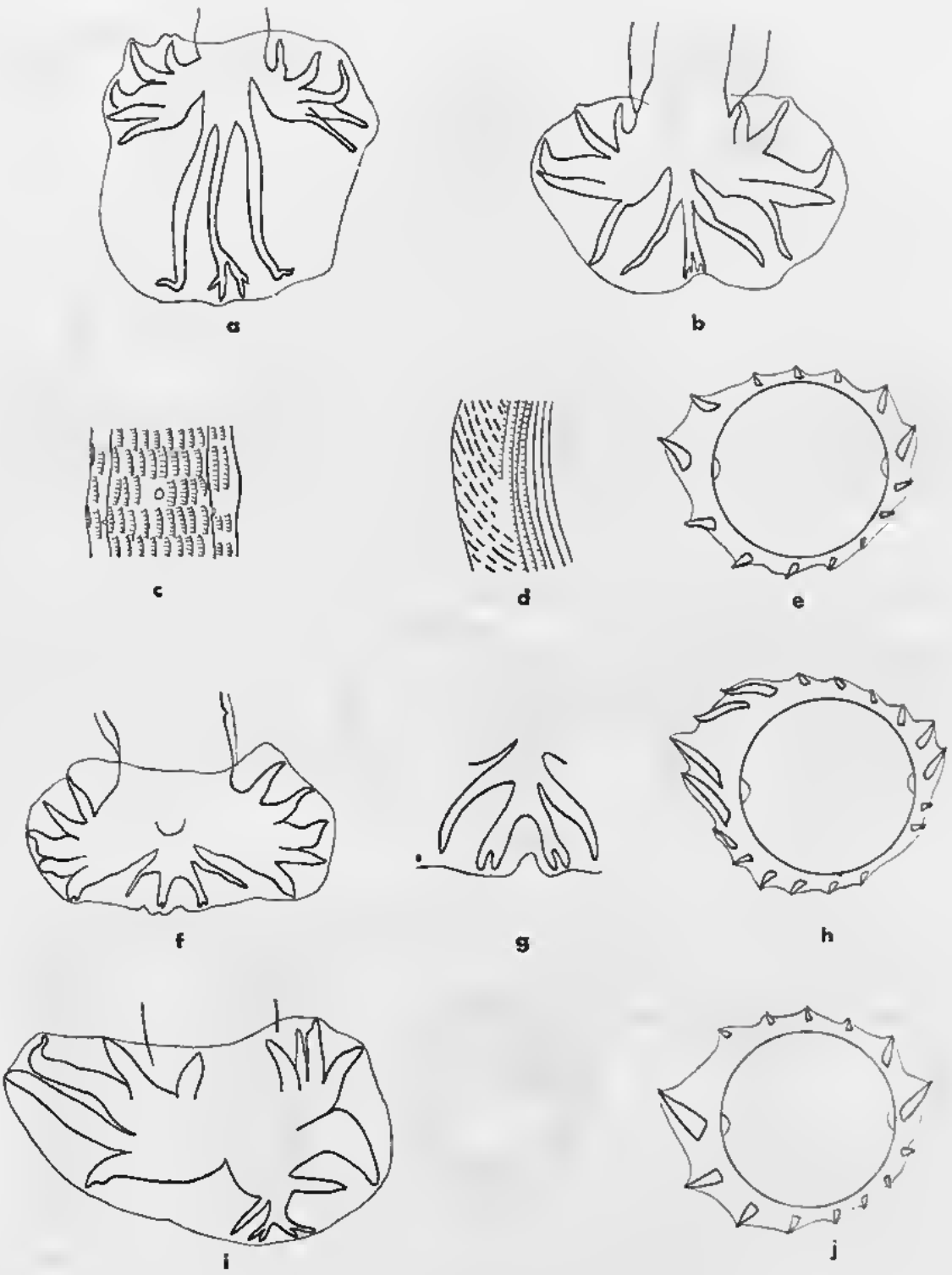


Fig. 78.

Source : MNHN, Paris

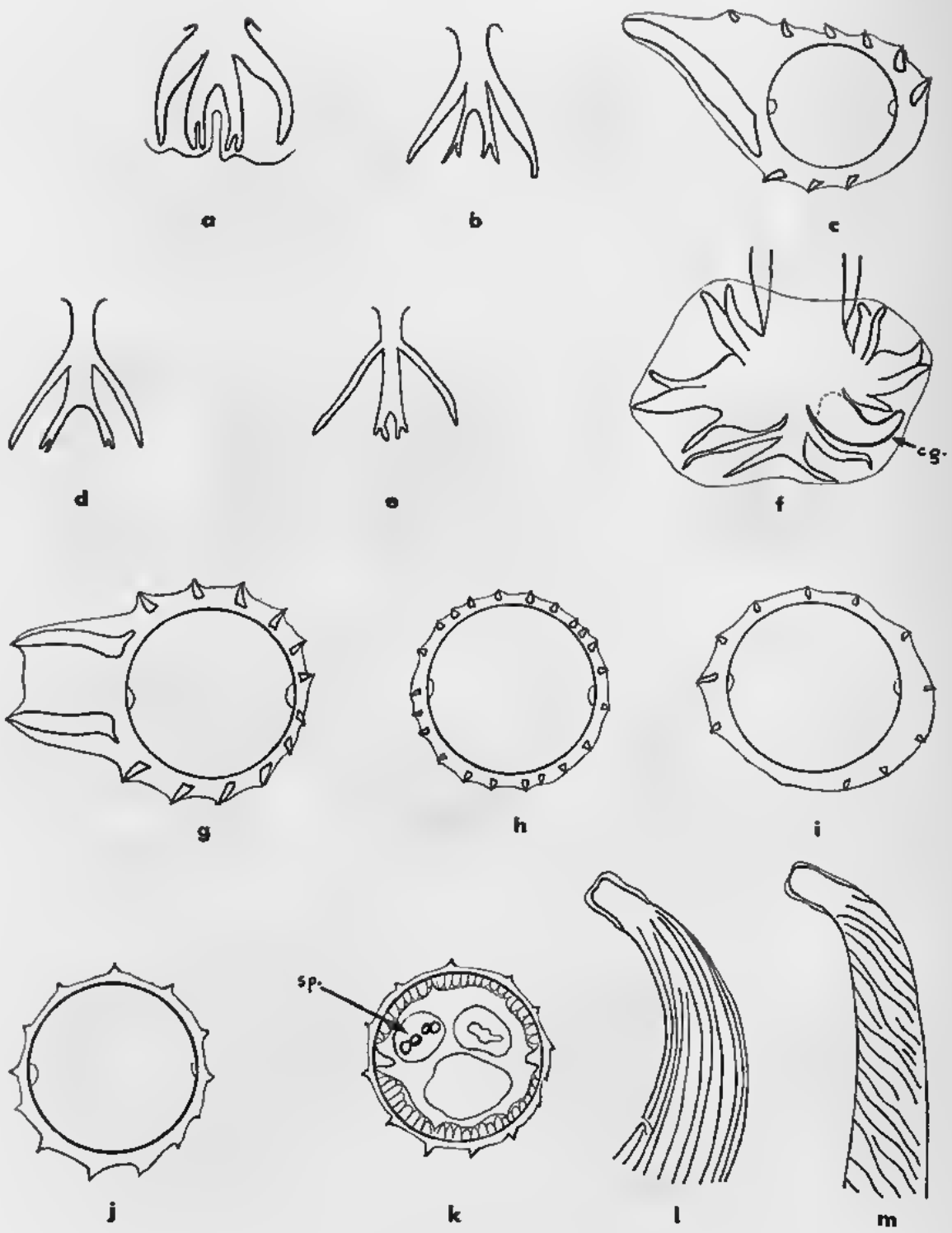


Fig. 79.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

PROBLÈMES POSÉS PAR L'ÉVOLUTION DES HÉLIGMOSOMES

A. — FAUNES D'ESPÈCES CONGÉNÈRES ET LEUR FORMATION

Les problèmes posés par la présence d'espèces congénères parasitant un même organe ont été étudiés chez les Nématodes d'Herbivores (cf. Chabaud, 1956) et, plus particulièrement, chez les Oxyures du caecum de Tortues terrestres (cf. Petter, 1966).

Au cours de notre travail sur les Héligmosomes, nous avons mis en évidence l'existence de telles faunes chez quatre groupes d'hôtes : les Tatous et les Marsupiaux en Amérique du Sud, les Écureuils (*Funisciurus lemniscatus*) et les Athérures en Afrique.

Il nous a paru intéressant d'aborder ici les problèmes évolutifs et écologiques posés par la présence de ces Nématodes, bien que notre étude ne soit que préliminaire, car elle ne repose que sur les résultats de onze autopsies.

Les autopsies ont été faites chez un *Atherurus africanus* (fig. 80), originaire de Brazzaville, huit *Funisciurus lemniscatus* (fig. 81 à 83), provenant de la même région, et deux *F. lemniscatus* (fig. 84), originaires de La Maboké, en République Centrafricaine. Au cours de chaque autopsie, la totalité des Nématodes a été récoltée en lots séparés après section de l'intestin en 32 parties. Chaque partie mesure environ 9 cm chez l'Athérure, 4 cm chez les Écureuils.

Résultats obtenus

1) Chez *Funisciurus lemniscatus*

Il héberge quatre espèces en République Centrafricaine, cinq au Congo, toutes congénères. *Paraheligmonina parotrifurcata*, *P. quartanuda* et *P. posterior* sont communes aux deux régions. *P. streptocerca* et *P. rara* sont particulières à la République Centrafricaine, et *P. opi* au Congo.

Morphologie : Les six espèces sont très proches les unes des autres. D'après le synlophe, la formule bursale et la position de la vulve, on peut les ranger en trois groupes :

— *P. posterior*, *P. paratrifurcata*, *P. opi*.
— *P. quartanuda*, *P. streptocerca*.
— *P. rara*.

La forme morphologiquement la moins évoluée paraît être *P. posterior*.

Répartition longitudinale. Abondance : Du duodénum au caecum, les espèces apparaissent dans l'intestin toujours dans le même ordre, quelle que soit leur importance numérique, mais la surface parasitée par chaque espèce varie selon l'Écureuil autopsié. Un même segment d'intestin héberge souvent plusieurs espèces, mais en considérant l'ensemble des résultats, les espèces antérieures sont : *P. quartanuda*, *P. paratrifurcata* ; moyennes : *P. opi*, *P. streptocerca* et *P. rara* ; postérieure : *P. posterior*.

Source : MNHN, Paris

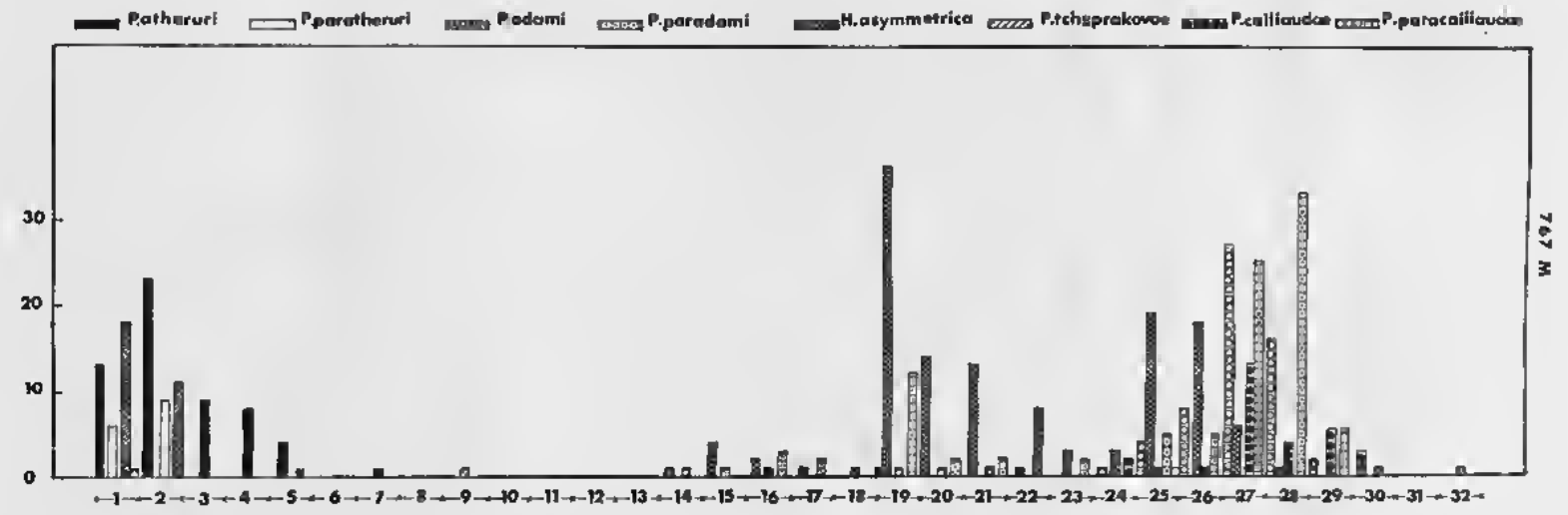


Fig. 80. — Répartition des différentes espèces d'Héligmosomes dans l'intestin d'un *Atherurus africanus* originaire du Congo.

L'intestin est divisé en 32 segments. Les chiffres en abscisse indiquent le numéro du segment, depuis l'estomac jusqu'au caecum. Le nombre d'individus de chaque espèce est porté en ordonnée.

(Ces indications sont valables pour les figures 80 à 84).

Source : MNHN, Paris

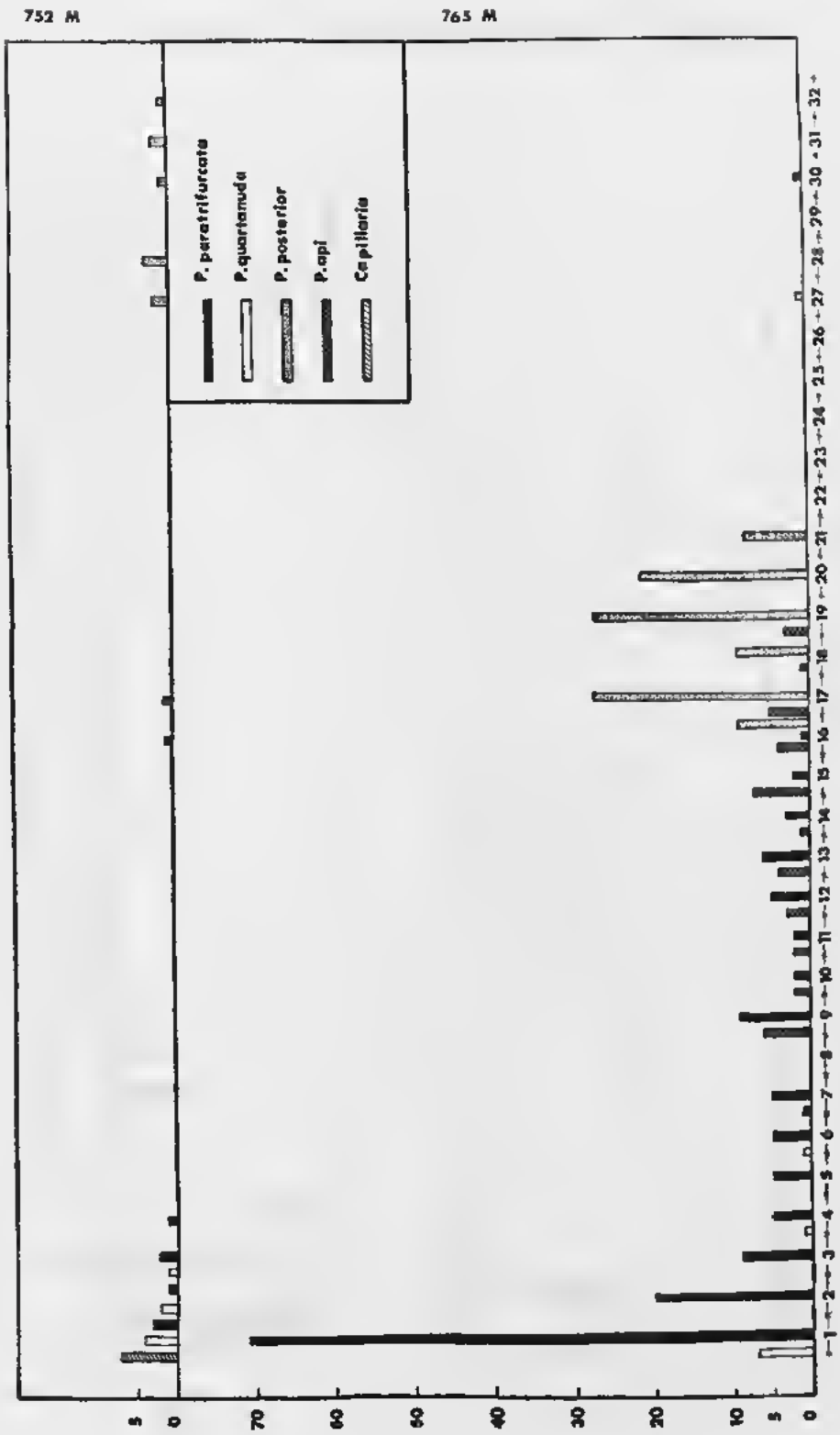


FIG. 81. — Répartition des différentes espèces d'Héligmosomes dans l'intestin de deux *Funisciurus lemniscatus* (752 M, 765 M) originaires de Brazzaville.

Source : MNHN, Paris

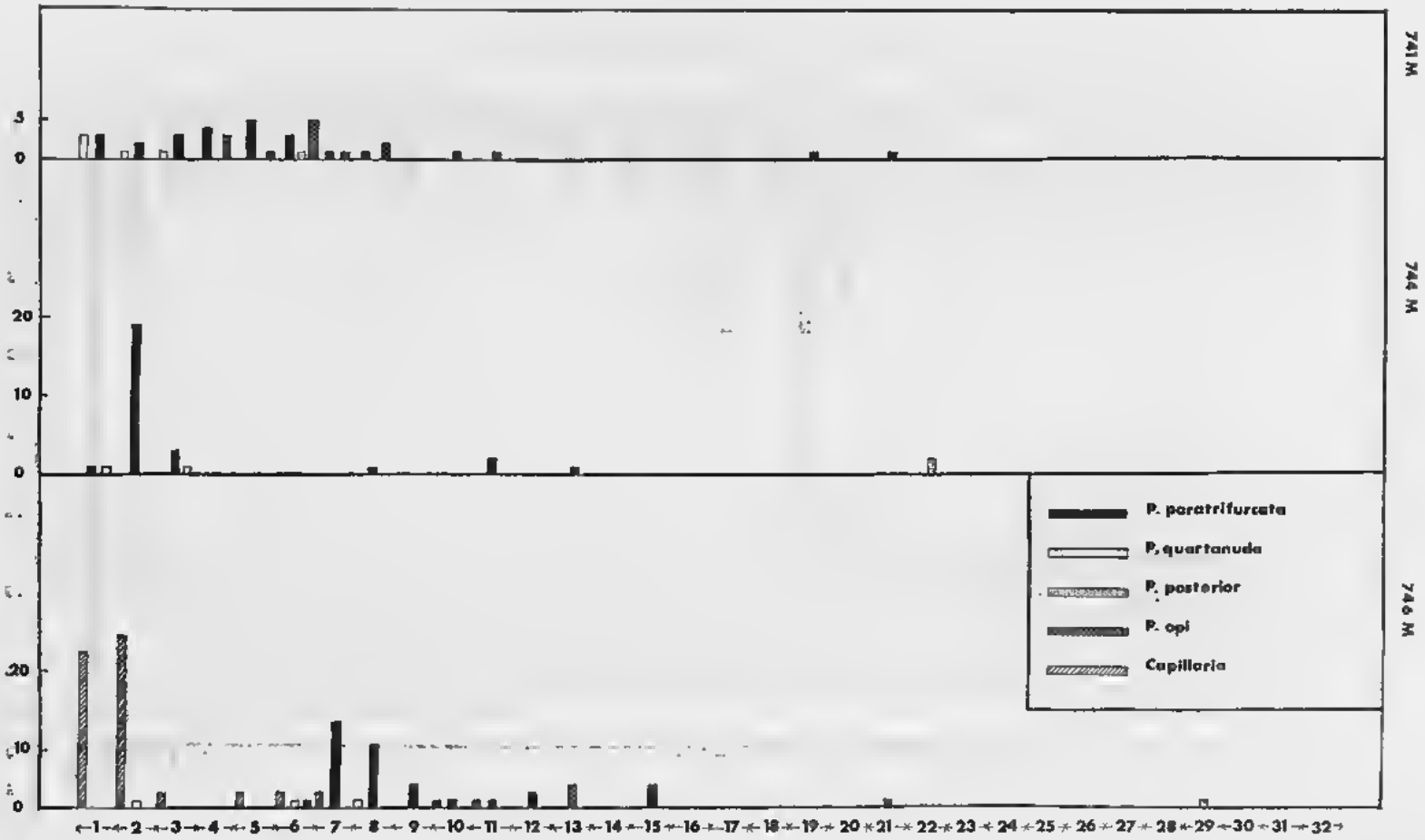


FIG. 82. — Répartition des différentes espèces d'Héligmosomes dans l'intestin de trois *Funisciurus lemniscatus* (744 M, 744 M, 746 M) originaires de Brazzaville.

Source : MNHN, Paris

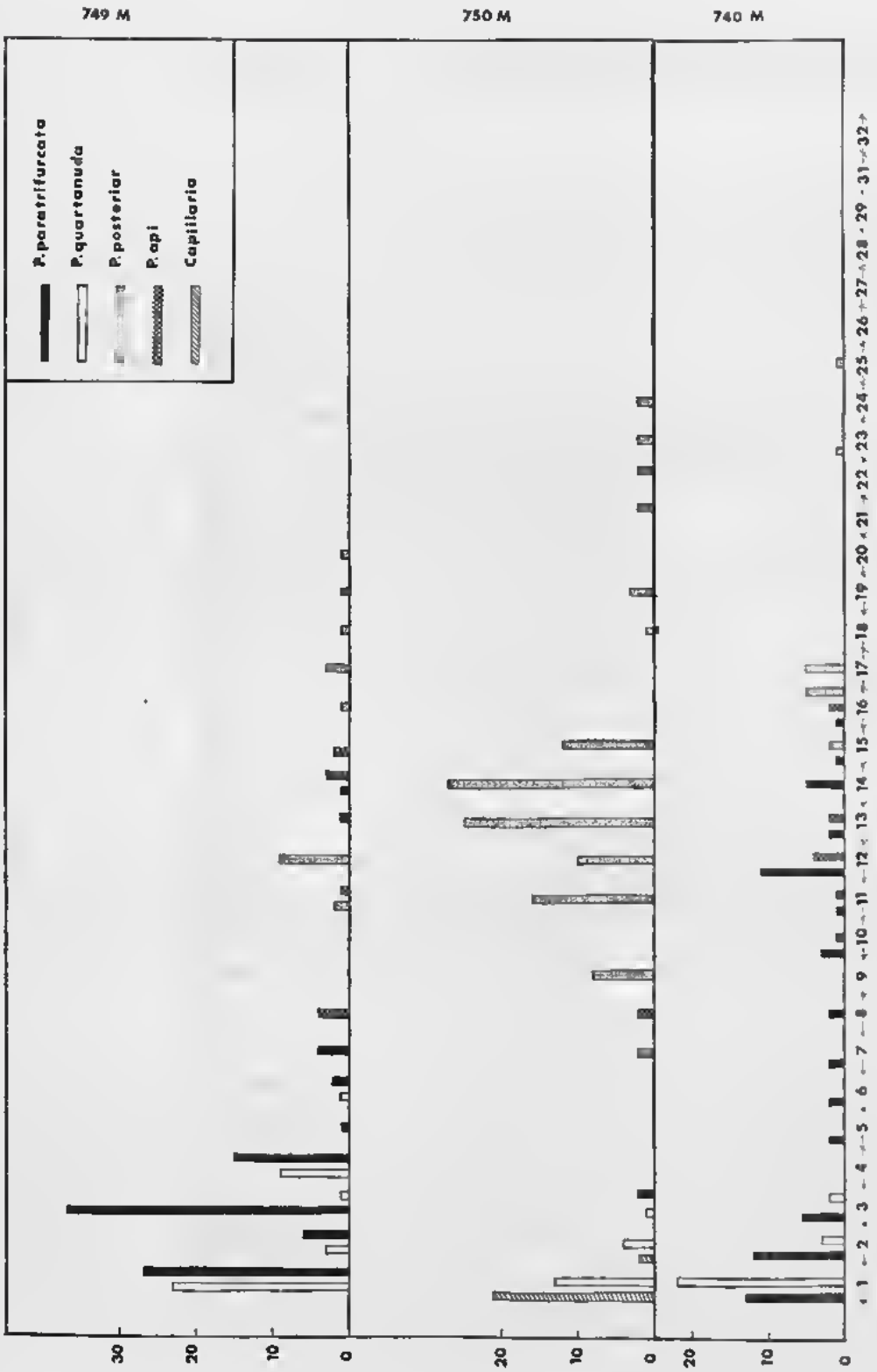


Fig. 83. — Répartition des différentes espèces d'Héligmosomes dans l'intestin de trois *Funisciurus lemniscatus* (749 M, 750 M, 740 M) originaires de Brazzaville.

Source : MNHN, Paris

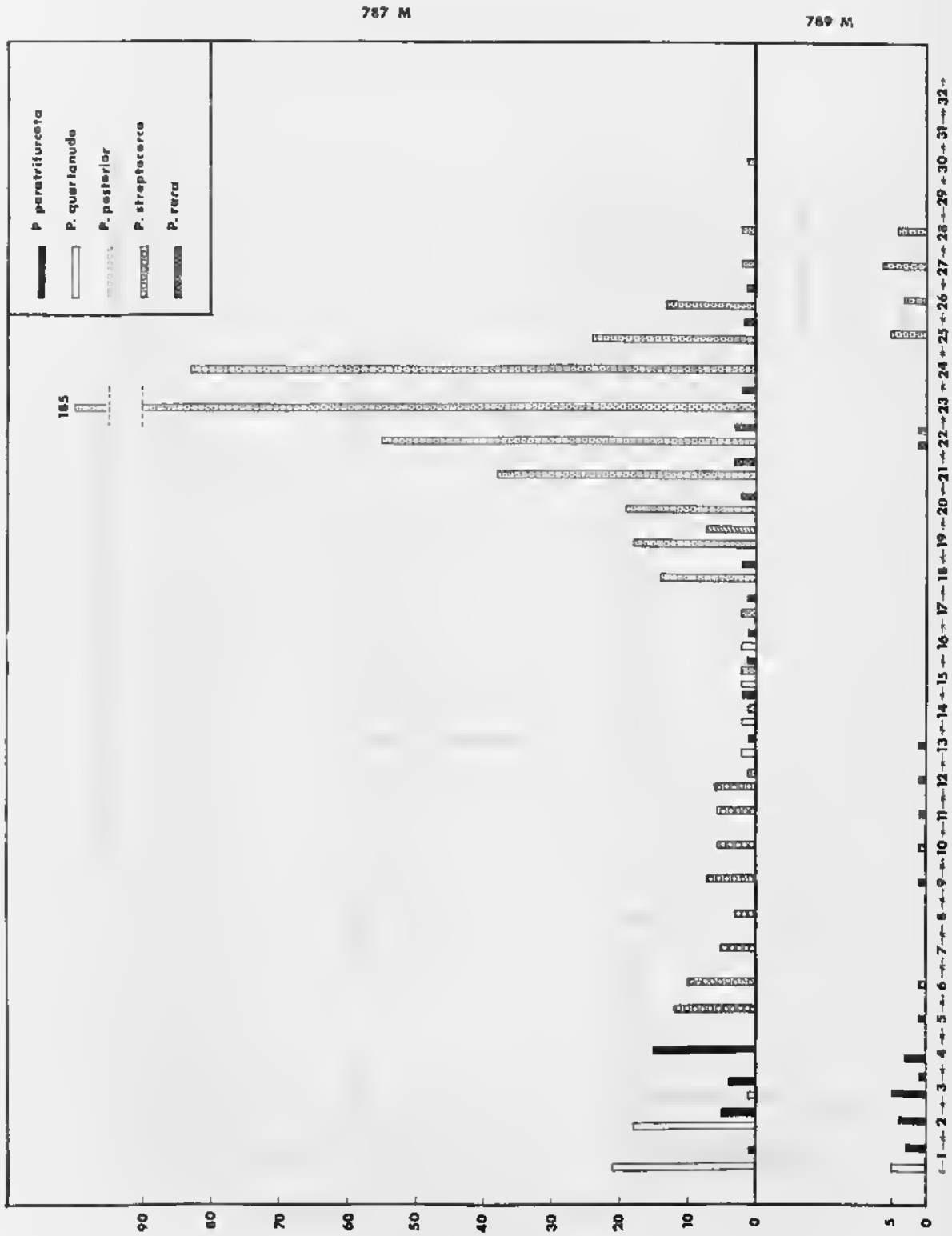


FIG. 84. — Répartition des différentes espèces d'Héligmosomes dans l'intestin de deux *Funisciurus lemniscatus* (787 M, 789 M) originaires de La Maboké.

Source : MNHN, Paris

Le nombre de parasites varie d'un Écureuil à l'autre, et il n'y a pas d'espèces toujours abondantes ou toujours rares.

Localisation radiale : Nous ne l'avons pas étudiée de façon approfondie, car il n'est possible de le faire que sur coupes histologiques. Nous avons simplement remarqué que *P. quartanuda* était généralement profondément enfoncée dans la muqueuse intestinale, tandis que *P. posterior* se trouvait le plus fréquemment dans la lumière intestinale.

2) Chez *Atherurus africanus*

Cet hôte héberge huit espèces, dont sept sont congénères et appartiennent au genre *Paraheligmonina*. La huitième, *Heligmonella asymmetrica*, est, d'après les conceptions exposées plus haut, plus primitive que les sept autres. Celles-ci présentent entre elles de grandes affinités morphologiques, portant essentiellement sur le synlophe et la formule bursale. Une de ces espèces, *Paraheligmonina paracaillaudae*, est remarquable par le fait que certains des caractères de sa bourse caudale rappellent *P. caillaudae*, et d'autres *P. paradami*.

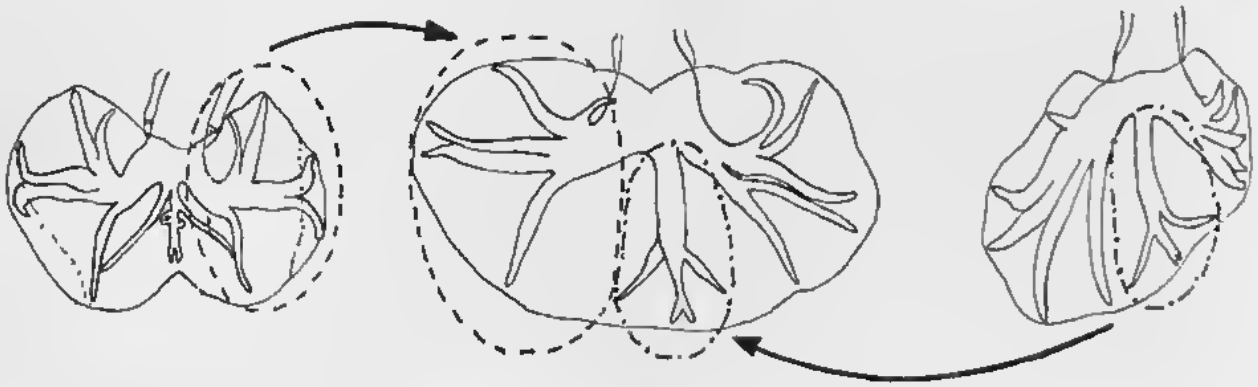


FIG. 85. — (D'après Durette-Desset, 1970 c).

Répartition longitudinale. Abondance : Les résultats sont fondamentalement les mêmes que ceux obtenus chez les Écureuils. Il existe deux espèces antérieures : *P. atheruri*, *P. paratheruri*, une espèce moyenne : *P. tcheprakovae*, deux espèces moyenne et postérieure : *P. adami* et *P. paradami*, une espèce postérieure : *P. caillaudae*, et une espèce présente dans tout l'intestin, mais surtout postérieure : *P. paracaillaudae*.

Interprétation des résultats

1) *Problèmes évolutifs*

On peut tout d'abord remarquer que chacune des deux faunes est caractérisée par sa grande homogénéité morphologique.

En se fondant sur le schéma général de l'évolution des Strongles (cf. Chabaud, 1959) et, plus particulièrement, de celle des Héligmosomes, telle que nous la concevons, l'existence d'une espèce plus primitive que les autres apparaît dans chacun des deux groupes.

Ceci, joint au fait que, chez *P. paracaillaudae*, on trouve des caractères mixtes appartenant à deux autres espèces, permet de penser que les espèces dérivent les unes des autres par mutations successives à partir du type synthétique, qui serait *P. paracaillaudae* chez l'Athérure, et *P. posterior* chez les Écureuils.

La localisation normale d'un Héligmosome est le duodenum. On constate que ce sont précisément les deux espèces les plus synthétiques qui se trouvent le plus déplacées vers l'arrière.

Source : MNHN, Paris

Le problème est donc de savoir comment de telles espèces ont pu se différencier à l'intérieur d'un intestin, où il semble qu'il ne puisse y avoir d'isolement véritable. Ceci revient donc à chercher comment les phénomènes de spéciation ont pu s'effectuer.

Il nous paraît très difficile d'apporter des solutions à ces problèmes, mais nous pouvons envisager l'explication suivante.

Chez les Écureuils, nous devons tenir compte d'un phénomène de vicariance : la faune de *F. lemniscatus* comprend trois espèces constantes, *P. quartanuda*, *P. paratrifurcata* et *P. posterior*, et des espèces particulières à chaque région, *P. streptocerca* et *P. rara* à La Maboké, remplacées par *P. opi* à Brazzaville, la vicariance portant aussi sur la localisation dans l'intestin. Les trois dernières espèces apparaissent morphologiquement les plus évolnées.

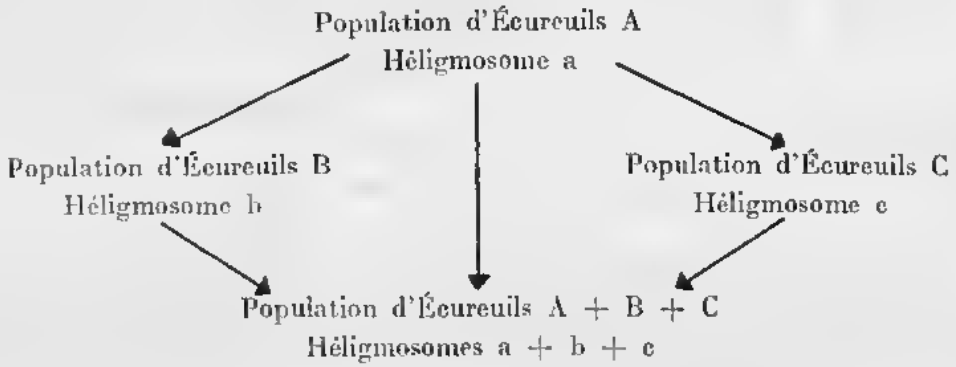
La séparation des populations d'Écureuils se serait effectuée alors que les animaux n'hébergeaient que les trois espèces les moins spécialisées. *P. opi*, d'une part, *P. streptocerca* et *P. rara*, d'autre part, ne seraient apparues qu'après cet éloignement.

Il est peut-être possible de généraliser cet exemple et de penser que les mutations successives aboutissant à la formation d'espèces nouvelles ont pu se produire par isolement géographique, cet isolement étant lié aux déplacements des populations d'Écureuils.

Cet éloignement serait alors suffisamment long pour aboutir à une véritable spéciation du Nématode, mais non de l'hôte.

Dans un second temps, à la faveur, cette fois, d'un rapprochement des populations d'Écureuils, rien n'empêcherait qu'un Écureuil de la population A, par exemple, se contamine avec les excréments d'un Écureuil de la population B, et inversement. Chaque Écureuil se trouverait alors contaminé à la fois par ses propres parasites et par ceux de l'autre population.

Nous pouvons schématiser le processus de la façon suivante :



Le processus se répétant plusieurs fois, on aboutirait à la formation de faunes d'espèces congénères telles que nous les observons.

2) *Problèmes écologiques*

Le second problème consiste à comprendre comment de telles faunes parviennent à cohabiter dans l'intestin, ce qui revient à définir la niche écologique de chaque espèce.

Là encore, le problème est très complexe, mais on peut dégager certaines notions :

Un intestin, du duodenum au caecum, n'est pas un milieu homogène, et offre de nombreuses niches écologiques.

Les Héligmosomes n'ont pas d'appareil buccal différencié d'une espèce à l'autre, ce qui, à première vue, indiquerait que le régime alimentaire est le même et que la niche n'est pas principalement trophique. Par contre, les Héligmosomes peuvent pénétrer profondément sous la muqueuse intestinale, grâce à leur système d'accrochage, mais cette pénétration paraît très différente au moins pour deux espèces : *P. quartanuda* est profondément enfoncée, tandis que *P. posterior* reste dans la lumière intestinale. Cela pourrait indiquer que la niche spatiale a une grande importance et qu'elle est déterminée, soit par le système d'accrochage, soit par la localisation dans l'intestin.

Source : MNHN, Paris

Les caractéristiques des populations d'Héligmosomes de Rongeurs apparaissent donc opposées à celles des Oxyures de Tortues (appareil buccal très différent d'une espèce à l'autre ; absence de pénétration sous l'épithélium digestif ; parasites du côlon dilaté d'animaux Herbivores). Les résultantes obtenues sont, elles aussi, très différentes : alors que, chez les Oxyures, on constate un véritable équilibre entre les espèces, l'abondance relative de chacune étant un fait constant et caractéristique, chez les Héligmosomes, il paraît ne pas y avoir d'équilibre, mais simplement coexistence des différentes espèces, dont l'abondance relative et la surface de répartition sont variables, le seul point constant étant l'ordre d'apparition dans l'intestin.

B. — DEGRÉ D'ÉVOLUTION DES LIGNÉES PARASITAIRES PAR RAPPORT A LEUR ANCIENNETÉ RELATIVE

Chabaud, en 1958, a exposé un problème assez particulier, posé par la systématique des Secernentea, parasites de Vertébrés. On sait que toutes les lignées dérivent d'ancêtres extrêmement proches des Rhabditides, qui vivent encore actuellement dans le sol ou dans l'eau. On conçoit immédiatement qu'une lignée très récemment adaptée au parasitisme soit morphologiquement et biologiquement proche des Rhabditides. Elle sera donc considérée comme très primitive. Si, comme il est vraisemblable, l'adaptation des Rhabditides au parasitisme s'est effectuée à différentes reprises et à différentes époques, des lignées d'apparition très ancienne pourront être morphologiquement et biologiquement les plus évoluées.

Contrairement à la plupart des autres animaux, le degré d'évolution d'un Nématode parasite ne donne aucune précision sur sa date d'apparition. Dans le cas des Héligmosomes, ceci nous explique que le synlophe des Nippostrongylinae (2e poussée évolutive à partir de la lignée *Heligmonella*), bien qu'il tende, en particulier chez les formes australiennes, à l'hypertrophie des deux arêtes gauches et à la constitution d'une carène, n'atteigne pas le niveau d'évolution et la symétrie dorso-ventrale presque parfaite constatés chez les Pudicinae — Brevistriatinae (1re poussée évolutive à partir de la lignée *Heligmonella*).

C. — ÉVOLUTION DES LIGNÉES PARASITAIRES PAR RAPPORT A CELLE DES LIGNÉES D'HÔTES

L'étude de la phylogénie des Héligmosomes nous révèle que la parenté zoologique entre les hôtes n'a pas, chez les Nématodes, l'importance prépondérante qu'on lui accorde généralement. C'est ainsi que le genre *Ortleppstrongylus*, parasite de Bathyergidés, se constitue pour nous à partir du genre *Molineus*, parasite d'Insectivores et de Carnivores ; le genre *Viannella*, parasite de Caviomorphes, à partir du genre *Travassostrongylus*, parasite de Marsupiaux.

Ce qui paraît essentiel est la période géologique à laquelle les hôtes apparaissent et se diversifient (cf. Chabaud et Bain, 1965). La lignée parasitaire n'explose que lorsqu'elle a, à sa disposition, un grand nombre de niches nouvelles inoccupées. Un des exemples le plus démonstratif à cet égard est donné par la sous-famille des Pudicinae, capable de reconquérir les Sciuridés, lorsqu'au Pliocène, ils arrivent, libres de parasites, en Amérique du Sud.

Cependant, si la diversification des hôtes est une condition nécessaire pour permettre la diversification des parasites, elle n'est pas toujours suffisante si elle se produit à une époque où la lignée parasitaire est en repos évolutif. Ainsi, entre la vieille explosion évolutive des Héligmosomes de l'Oligocène, qui a accompagné l'expansion des Rongeurs anciens (Hystricidés, Sciuridés, etc...) et celle du Pliocène, contemporaine de l'expansion des Muridés, les Cricétidés se sont diversifiés et répandus dans le monde entier, en restant libres d'Héligmosomes. En effet, excepté en Amérique du Sud, les Héligmosomes de Cricétidés sont peu nombreux et appartiennent à des genres inféodés à des Rongeurs plus récents que les Cricétidés. Ce n'est que très tardivement, lorsque la lignée Nippostrongylinae, avec le

Source : MNHN, Paris

genre *Boreostrongylus*, parasite de Muridés et de Microtidés, atteint l'Amérique, qu'un parasitisme caractéristique des Cricétidés a pu se développer.

L'étude des Héligmosomes nous éloigne donc de la conception classique de l'évolution parallèle entre l'hôte et le parasite (voir aussi Morel, 1970, Quentin, 1971). Nous aboutissons au contraire à l'idée que les poussées évolutives ne se font qu'à des périodes géologiques déterminées, lorsque certains parasites, dont les possibilités évolutives sont encore suffisantes, rencontrent de nombreuses niches libres, offertes par l'évolution et l'expansion d'une nouvelle lignée d'hôtes.

Source . MNHN, Paris

CHAPITRE VI

ESSAI D'INTERPRÉTATION DE L'ÉVOLUTION DES HÉLIGMOSOMES EN FONCTION DE LA PALÉOBIOGÉOGRAPHIE DES HÔTES ET CONCLUSION

Ayant cherché, d'une part, à reconstituer l'évolution morphologique des Héligmosomes et leur filiation respective, ayant constaté, d'autre part, que chaque lignée est caractéristique non seulement de certains groupes d'hôtes, mais aussi le plus souvent de régions géographiques bien déterminées, il nous reste à voir si les données que nous obtenons ainsi sont compatibles avec ce que les Paléontologistes connaissent de l'évolution des Mammifères et de leurs migrations au cours des âges (cf. Hoffstetter et Lavocat, 1970, Lavocat, 1967, Lavocat, 1969, Simpson, 1969).

Pour étudier brièvement ce problème, nous avons établi 9 schémas, en prenant deux hypothèses de base.

1) Le groupe parasitaire a tendance à évoluer et à se diversifier au moment où l'expansion d'un nouveau groupe de Mammifères offre une série nouvelle de niches écologiques disponibles.

2) Le Nématode n'a pratiquement pas évolué, si son hôte lui-même est resté stable. C'est pourquoi nous représentons, à des périodes géologiques même très anciennes, les synlophes de Nématodes que nous ne connaissons naturellement que par des formes actuelles, mais que nous considérons comme des « reliques » vivantes.

Pour exposer nos conclusions, nous ferons donc un simple commentaire des cartes présentées pour chercher à préciser à quelle époque géologique les différentes lignées sont apparues, et de quelle façon nous concevons l'évolution générale des Héligmosomes.

— *Paléocène* (fig. 86)

D'après les conceptions de Chabaud, Bain et Puylaert, 1966, les Molineinae, ancêtres de la plupart des Héligmosomes, ont une évolution qui s'est effectuée à une période postérieure à l'isolement de l'Australie, mais antérieure à celui de Madagascar.

Les Molineinae sont parasites des cinq seuls groupes de Mammifères qui n'ont pas subi de modifications profondes depuis le Paléocène, c'est-à-dire les Marsupiaux, les Xénarthres, les Pholidotes, les Insectivores [1] et les Carnivores.

Les Héligmosomes étant absents de Madagascar et d'Australie (sauf pour des lignées récemment introduites), il est logique de considérer leur période d'apparition comme postérieure au Paléocène.

— *Éocène inférieur* (fig. 87)

Les Xénarthres se diversifient en Amérique du Sud. Les Trichostrongylides de type *Maciela* perdent un utérus et donnent naissance à la lignée des Héligmosomes Moennigiinae, qui sont restés strictement inféodés à leurs hôtes d'origine.

1. Il s'agit seulement des Insectivores primitifs (Chrysochloroidea, Tenrecoidea).

Source : MNHN, Paris

— *Éocène moyen* (fig. 88)

Nous retrouvons actuellement, chez les Bathyergidés, Rongeurs Phiomorphes (Afrique) datant de cette époque, le curieux genre *Ortleppstrongylus*, dont le synlophe est presque identique à celui du genre *Molineus* (Trichostrongylidae).

Nous situons aussi à cette époque l'apparition des Longistriatinae, dont nous ignorons l'origine exacte, et qui ne sont répartis actuellement que chez certains Insectivores « modernes », les Soricidés.

Enfin, nous plaçons pendant cette période l'origine de la lignée la plus importante : les Heligmonellinae, dont les représentants les plus primitifs connus à l'époque actuelle sont les genres *Tricholinstowia*, chez les Insectivores Talpidés, et *Heligmonella*, chez des Rongeurs Phiomorphes (Aulacode et Athérure) en Afrique. Le genre *Heligmonella* est connu également chez des Lagomorphes du genre *Lepus* en Asie et en U.R.S.S. Il est possible que les Lagomorphes asiatiques se soient contaminés à l'Oligocène, à partir des Hystricidés de la même région (*Trichys*, *Atherurus*), mais ceci est une simple hypothèse, car nous ne connaissons pas les parasites de ces Hystricidés.

— *Éocène supérieur et Oligocène inférieur* (fig. 89 et 90)

1) Nous situons à cette époque l'origine du genre *Vexillata*, parasite d'Hétéromyidés, à partir de formes à deux utérus proches des *Travassostrongylus* que nous retrouvons actuellement chez les Marsupiaux.

2) La lignée *Heligmonella* de l'Ancien Monde passe d'Afrique en Amérique du Sud en même temps que les Rongeurs Phiomorphes et nous retrouvons actuellement le genre *Paraheligmonella* chez quelques Echimyidés.

A partir de formes proches de ce genre, la lignée *Heligmonella* va se diversifier en Amérique du Sud chez certains Caviomorphes (Echimyidés, Capromyidés, Eréthizontidés et Dasyproctidés) en donnant la lignée des Pudicinae. Cette lignée se retrouve actuellement en Amérique du Nord chez les Myocastoridés.

D'autre part, toujours en Amérique du Sud, le genre *Viannaia*, parasite de Marsupiaux, donne naissance au genre *Viannella*, que nous trouvons actuellement chez d'autres Caviomorphes (Caviidés, Hydrochoeridés, Chinchillidés et Cuniculidés). Une espèce est signalée chez trois espèces de Primates Cébidés, mais nous pensons qu'il s'agit d'un phénomène de capture s'étant produit très postérieurement.

Nous nous trouvons donc en présence de deux lignées parasitaires différentes chez les Caviomorphes d'Amérique du Sud, l'une (Viannaiinae) étant d'origine sud-américaine, tandis que l'autre (Pudicinae) proviendrait de la lignée africaine *Heligmonella*.

Les documents ayant trait aux affinités relatives des Caviomorphes sont encore controversés. Les Caviomorphes qui nous intéressent ici sont classés actuellement dans 4 superfamilles par Wood et Patterson, 1959, et nous pouvons les disposer de la façon suivante selon la lignée parasitaire qui les contamine :

Lignée Viannaiinae		Lignée Pudicinae	
Caviidés Hydrochoeridés	(Cavioidea)	Eréthizontidés	(Erethizontoidea)
Chinchillidés Cuniculidés	(Chinchilloidea)	Echimyidés Capromyidés Myocastoridés	(Octodontoidea)
		Dasyproctidés	(Chinchilloidea)

D'après cette classification, chaque lignée parasite 2 superfamilles distinctes : les Viannaiinae contaminent les Chinchilloidea et les Cavioidea ; les Pudicinae, les Erethizontoidea et les Octodontoidea ; mais nous constatons que les Dasyproctidés, pourtant proches des Cuniculidés, forment une exception, puisqu'ils sont parasités par les Pudicinae. Nous manquons actuellement d'éléments pour

Source : MNHN, Paris

expliquer ce phénomène. Nous pouvons simplement indiquer que les Cuniculidés sont des animaux de pampa, tandis que les Dasyproctidés vivent en forêt, ce qui pourrait être un des facteurs expliquant leur contamination différente.

Cette exception mise à part, si l'on admet que l'origine des Caviomorphes est africaine, ces faits peuvent incliner à penser qu'il y aurait eu, chez les Rongeurs, deux migrations distinctes, soit par le lieu, soit par la date. Il faut souligner cependant la fragilité des documents fournis par notre étude, puisque nos conclusions ne sont fondées que sur l'analogie des synlophes et que nos récoltes ne proviennent que de deux régions limitées, l'une du Brésil, l'autre de Colombie.

3) Au moment où les Pudicinae se diversifient en Amérique du Sud chez les Caviomorphes, les Brevistriatinae s'établissent de façon parallèle chez les Hystricidés, les Sciuromorphes, et les Gliridés, en Afrique et en Eurasie.

— *Oligocène moyen et supérieur*

C'est à partir de l'Oligocène que les Cricétodontes sont connus et se diversifient. Les Héligmosomes, au contraire, paraissent être en repos évolutif et ne pas avoir contaminé ces nouveaux hôtes.

En effet, actuellement, les parasites de Cricétidés sont rares, sauf en Amérique du Sud (voir plus loin), et apparaissent toujours comme des parasites de capture d'autres espèces inféodées à des Rongeurs plus récents que les Cricétidés eux-mêmes :

a) Zone éthiopienne : deux espèces sont connues dans le genre *Heligmonina*, inféodé aux Muridés.

b) Zone paléarctique : quelques espèces sont connues dans le genre *Heligmosomoides*, inféodé aux Microtidés (cf. Durette-Desset, 1967).

c) Zone orientale : *Orientostrongylus chinensis* est le seul exemple d'une forme relativement ancienne, parasite d'un Cricétidé, mais la seconde espèce connue est parasite d'un Muridé.

d) Zone néarctique : les Cricétidés nord-américains ont été contaminés, comme nous le verrons plus loin, par la lignée Nippostrongylinae, dont nous situons l'origine au Pliocène.

e) Zone néotropicale : ce n'est qu'après la liaison Amérique du Nord — Amérique du Sud que les Cricétidés néotropicaux acquerront vraiment une faune qui leur est propre et qui dérive de celle des Rongeurs récents nord-américains.

— *Miocène* (fig. 91)

1) Nous pensons que c'est au cours du Miocène que le genre *Impalaia*, actuellement parasite de Ruminants en Afrique, a pris naissance par capture, à partir du genre *Ortleppstrongylus*, parasite de Bathyergidés.

2) C'est au Miocène supérieur que les Muridés issus d'Asie vont se répandre dans la région paléarctique. Cette période correspond pour nous à la seconde poussée évolutive de la lignée *Heligmonella*, à partir probablement de formes proches de celles trouvées chez les Lagomorphes asiatiques. Cette explosion va s'effectuer chez tous les Rongeurs récents (Gerbillidés, Muridés, puis Microtidés) avec le genre *Boreostrongylus*, proche d'*Orientostrongylus*, parasite de Muridés de la région orientale

— *Pliocène* (fig. 92 et 93)

Au cours du Pliocène, les Héligmosomes vont se différencier, d'une part dans l'Ancien Monde parallèlement à l'expansion des Muridés, d'autre part dans le Nouveau Monde en même temps que l'invasion des Microtidés.

Les Cricétidés néarctiques, déjà en place, vont alors être contaminés et acquérir une faune particulière, qui va se diversifier lors de leur passage en Amérique du Sud.

A. — *Pliocène inférieur et moyen* (fig. 92)

1) Les Muridés pénètrent en Afrique : la lignée *Orientostrongylus* se différencie en *Neoheligmonella* chez les Muridés de l'Est et du Sud.

Source : MNHN, Paris

2) Les Muridés du groupe *Melomys* pénètrent en Australie : la lignée *Orientostrongylus* se différencie en *Austrostrongylus*.

3) Les Microtidés arrivent en Amérique du Nord : le genre *Boreostrongylus* évolue en *Hassalstrongylus* au contact des Cricétidés néarctiques.

R. — *Pliocène supérieur* (fig. 93)

1) En Orient et en Australie, la lignée *Orientostrongylus* se différencie en donnant le genre *Nippostrongylus*.

2) En Afrique, le genre *Neoheligmonella* donne naissance au genre *Heligmonina* dans les forêts de l'Ouest.

3) En Amérique du Sud, les Cricétidés pénètrent avec le genre *Hassalstrongylus*, qui donne naissance au genre *Stilestrongylus*.

4) A la même époque, les Sciuridés pénètrent en Amérique du Sud. Ils sont parasités actuellement par le genre *Sciurodendrium*, qui, pour nous, s'est différencié à partir des Pudicinae, parasites de Caviomorphes. Nous pensons que, contrairement aux Cricétidés, les Sciuridés sont arrivés en Amérique du Sud, indemnes d'Héligmosomes. En effet, les Héligmosomes que l'on connaît actuellement chez les Sciuridés holarctiques sont rares et appartiennent à la lignée très récente des Heligmosominae. Par ailleurs, contrairement aux Héligmosomes des lignées modernes qui sont abondantes dans les régions tempérées, nous ne connaissons actuellement de représentants des lignées anciennes que dans les régions chaudes du globe.

On peut donc supposer que les Sciuridés ont perdu leurs parasites d'origine (Brevistriatinae) au cours de leur migration dans l'Hémisphère Nord. Ils ont pu se contaminer facilement à nouveau lorsqu'ils sont arrivés en contact avec la lignée des Pudicinae, lignée proche de celle des Brevistriatinae.

— *Pléistocène* (fig. 94)

La sous-famille des Heligmosominae, avec les genres *Heligmosomoides* et *Heligmosomum*, s'est différenciée à partir du genre *Citellinema* (Trichostrongylidc), parasite de Sciuridés. Ce groupe est fondamentalement parasite des Microtidés et a donc dû prendre son extension à la même époque que ces Rongeurs, c'est-à-dire au Pléistocène. C'est en Europe Centrale que nous trouvons actuellement toutes les formes primitives. Nous y situons donc l'origine de la sous-famille et constatons une évolution centrifuge pour les deux genres, puisque les espèces sont d'autant plus différenciées qu'elles s'éloignent du centre de dispersion.

Le genre *Heligmosomum* reste fidèle aux Microtidés, alors que le genre *Heligmosomoides* se trouve chez d'autres Rongeurs : Sciuridés, Spalacidés, Cricétidés et Muridés. Dans ce cas, il s'agit toujours de formes morphologiquement plus spécialisées que celles des Microtidés, et d'espèces rencontrées en Europe, c'est-à-dire là où se trouvent les Héligmosomes les plus primitifs. Nous avons donc toutes les raisons pour estimer qu'il s'agit d'espèces de capture et que les Microtidés sont bien les seuls hôtes fondamentaux.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Nous sommes partie de deux hypothèses :

1) L'expansion et la diversification d'un groupe parasitaire s'effectue au moment où il dispose de niches libres, c'est-à-dire, dans les faits, au moment où un groupe d'hôtes explose ou conquiert de nouveaux territoires.

2) Quand un parasite est adapté à un hôte, il n'évolue plus que par des spéciations banales et de faible amplitude au fur et à mesure qu'il y a isolement dans les populations.

Le fait que nous puissions obtenir une image cohérente de l'évolution des Héligmosomes, coïncidant avec ce que l'on connaît sur l'évolution des hôtes, nous paraît une bonne confirmation des hypothèses de départ.

Notre conception de l'évolution des parasites, qui rejoint celle de Chabaud (1970) et de Quentin (1971), accorde donc moins d'importance aux notions classiques d'évolution parallèle entre l'hôte et le parasite [1].

Ces notions ont été établies surtout par l'étude de groupes d'évolution très ancienne (Cestodes, Protozoaires) (cf. Baer, 1955), où l'évolution des hôtes est vue de suffisamment loin pour qu'elle puisse coïncider avec la succession des périodes géologiques.

Dans le cas des Nématodes, parasites plus plastiques, les phénomènes de capture revêtent une importance fondamentale, et l'évolution reste en pleine activité, non seulement pendant toute la durée du Tertiaire, mais encore au Quaternaire.

La date d'apparition des hôtes et les périodes où ils conquièrent de nouveaux continents peuvent donc être beaucoup mieux précisées et s'écartent alors foncièrement de la phylogénie des parasites.

Les indications fournies sur la phylogénie des hôtes par la nature de leurs parasites doivent donc être maniées avec beaucoup de précaution. Les progrès de la Parasitologie devraient permettre dans les années à venir une datation relativement précise de l'époque où chaque grande lignée a évolué. C'est seulement à partir de ce renseignement qu'il sera possible de donner des indications valables aux Paléontologistes, car il faut s'adresser à des groupes anciens (certains Cestodes, certains Oxyures, certains Strongylidae) pour telle ou telle époque du Secondaire, et à des groupes d'évolution moderne (certains Spirurides, certains Ascarides, certains Trichostrongylides) pour telle ou telle époque plus moderne.

1. En ce qui concerne les ectoparasites, voir la thèse de Morel, 1969, sur les Tiques.

Source : MNHN, Paris

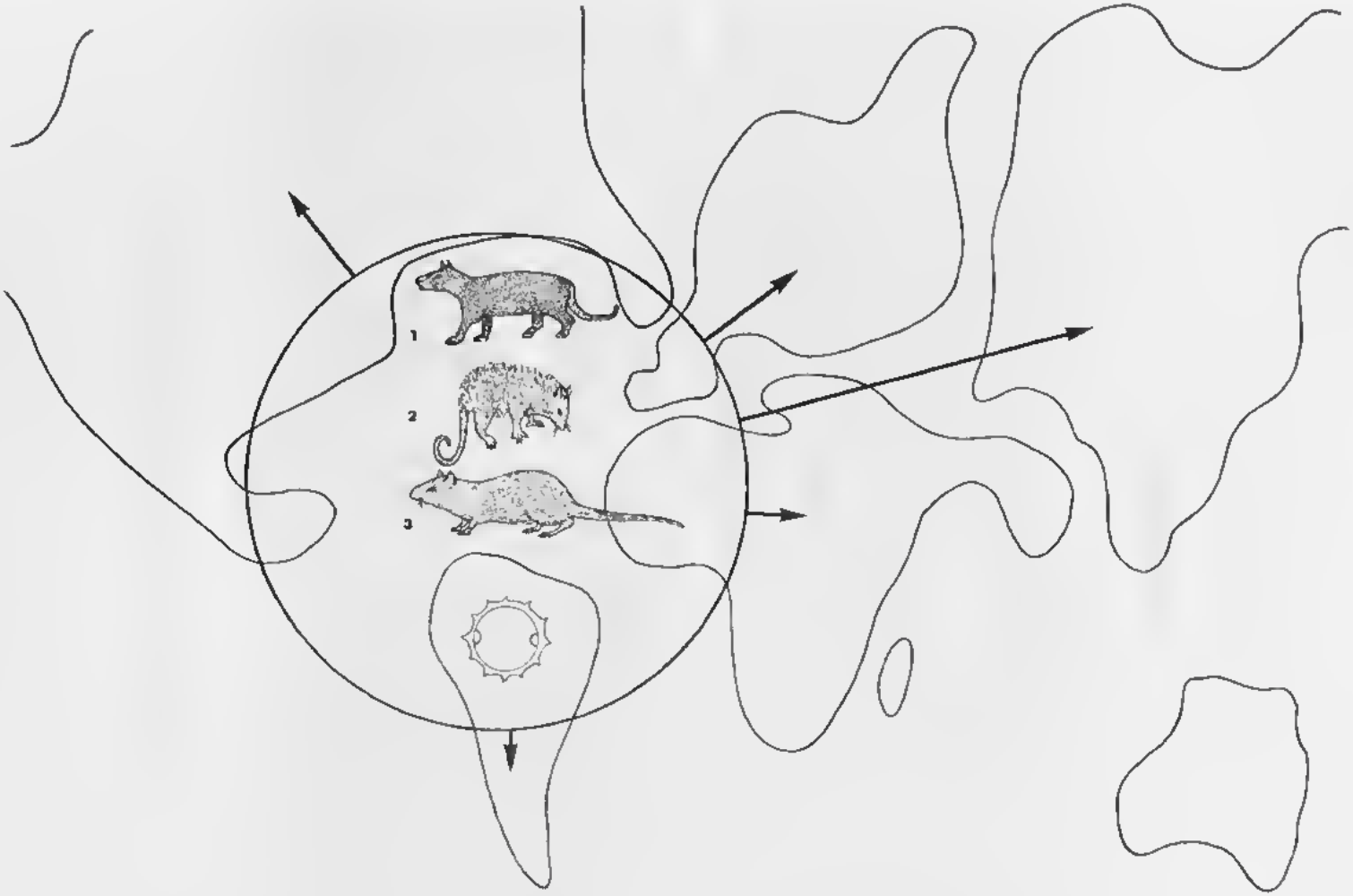


Fig. 86.

Paléocène : Les Héligmosomes ne sont pas encore apparus. Leurs ancêtres Molineinae sont répartis dans le monde entier, sauf en Australie. On les trouve notamment chez les Carnivores (1), les Marsupiaux (2) (uniquement américains) et les Insectivores (3).

(Pour les esquisses paléobiogéographiques des figures 86 à 94, les continents sont représentés de façon très schématique, à partir des cartes de H. et G. Termier, mais, en tenant compte de la théorie de la dérive des continents).

Source : MNHN, Paris

Fig. 87.

Éocène inférieur : Chez les Xénarthres, les Trichostrongylides de type *Maciela* donnent la lignée des Héligmosomes Moennigiinae.

Source : MNHN, Paris

Fig. 88.

ÉOCÈNE MOYEN :

1) Les Trichostrongylides de type *Molineus*, parasites d'Insectivores archaïques (1) donnent le genre *Ortleppstrongylus* chez les Bathyergidés (Rongeurs Phiomorphes) (2).

2) Apparition des Longistriatinae chez les Insectivores modernes (Soricidés) (3).

3) Les Héligmosomes du type *Tricholinstowia* (Heligmonellinae), parasites de Talpidés (Insectivores) (4), passent chez des Rongeurs Phiomorphes (genre *Heligmonella*) Le type actuel le plus caractéristique est connu chez *Thryonomys* (Rongeurs Phiomorphes) (5).

Source : MNHN, Paris

FIG. 89.

ÉOCÈNE SUPÉRIEUR ET OLIGOCÈNE INFÉRIEUR :

1) Les Trichostrongylides, du type *Travassostrongylus*, parasites de Marsupiaux (1), donnent le genre *Vexillata* chez les Hétéromyidés (2).

2) Passage des Phiomorphes (3) d'Afrique en Amérique du Sud : la lignée *Heligmonella* d'Afrique donne naissance au type *Paraheligmonella* américain, que nous retrouvons actuellement chez quelques Échimyidés (4)

3) Le genre *Viannaia*, parasite de Marsupiaux (5), donne naissance au genre *Viannella*, que nous retrouvons actuellement chez certains Caviomorphes (6).

Source : MNHN, Paris

Fig. 90.

Éocène supérieur et oligocène inférieur :

Diversification de la lignée *Heligmonella* chez les Rongeurs existant à l'époque.

1) d'une part, dans l'Ancien Monde, où les Brevistriatinae s'établissent chez les Hystricidés (1), les Sciuromorphes (2) et les Gliridés (3) ;

2) d'autre part, dans le Nouveau Monde, où, à partir de *Paraheligmonella*, les Pudicinae s'établissent chez des Caviomorphes (4).

Oligocène moyen et supérieur :

Les Cricétodontes apparaissent et se diversifient, mais les Héligmosomes semblent être en repos évolutif. Les Cricétidés actuels (sauf en Amérique) sont indemnes de parasites.

Source : MNHN, Paris

Fig. 91.

Miocène supérieur :

1) Les Muridés (1) issus d'Asie se répandent dans la région paléarctique. Une explosion évolutive des Héligmosomes va se produire chez les Rongeurs récents (Gerbillidés (2), Muridés, puis Microtidés (3)) à partir d'un genre proche d'*Orientostrongylus*, parasite de Muridés de la région orientale : le genre *Boreostrongylus*.

2) Le genre *Ortleppstrongylus*, parasite de Bathyergidés (4), passe chez les Ruminants africains (5) en donnant le genre *Impalaia*.

Source : MNHN, Paris

Fig. 92.

Pliocène inférieur et moyen :

1) Les Muridés (1) pénètrent en Afrique ; la lignée *Orientostrongylus* se différencie en *Neoheligmonella*.

2) Les Muridés du groupe *Melomys* (2) pénètrent en Australie, où la lignée *Orientostrongylus* se différencie en *Austrostrongylus*.

3) Les Microtidés (3) pénètrent dans la région néarctique. Le genre *Boreostrongylus* évolue en *Hassalstrongylus* au contact des Cricétidés (4) néarctiques.

Source : MNHN, Paris

Fig. 93.

Pliocène supérieur :

Chez les Muridés (1) en Orient et en Australie, la lignée *Orientostrongylus* se différencie en donnant le genre *Nippostrongylus*.

Le genre *Neoheligmonella* des Muridés (2) de l'Est et du Sud donne naissance au genre *Heligmonina* dans les forêts de l'Ouest (3).

En Amérique du Sud, les Cricétidés (4) arrivent avec le genre *Hassalstrongylus*, qui donne naissance au genre *Stilestrongylus* ; les Sciuridés (6), au contraire, qui arrivent libres d'Héligmosomes, se contaminent sur place et acquièrent le genre *Sciurodendrium*, qui s'est différencié à partir des Pudicinae, parasites de Caviomorphes (5).

Source : MNHN, Paris

Fig. 94.

Pléistocène :

Les Heligmosominae se différencient chez les Microtidés (1) à partir du genre *Citellinema*, Trichostrongylide parasite de Sciuridés (2). Les formes les plus primitives se trouvent en Europe centrale ; l'évolution s'effectue de façon centrifuge dans toute la région holarctique (3).

Source : MNHN, Paris

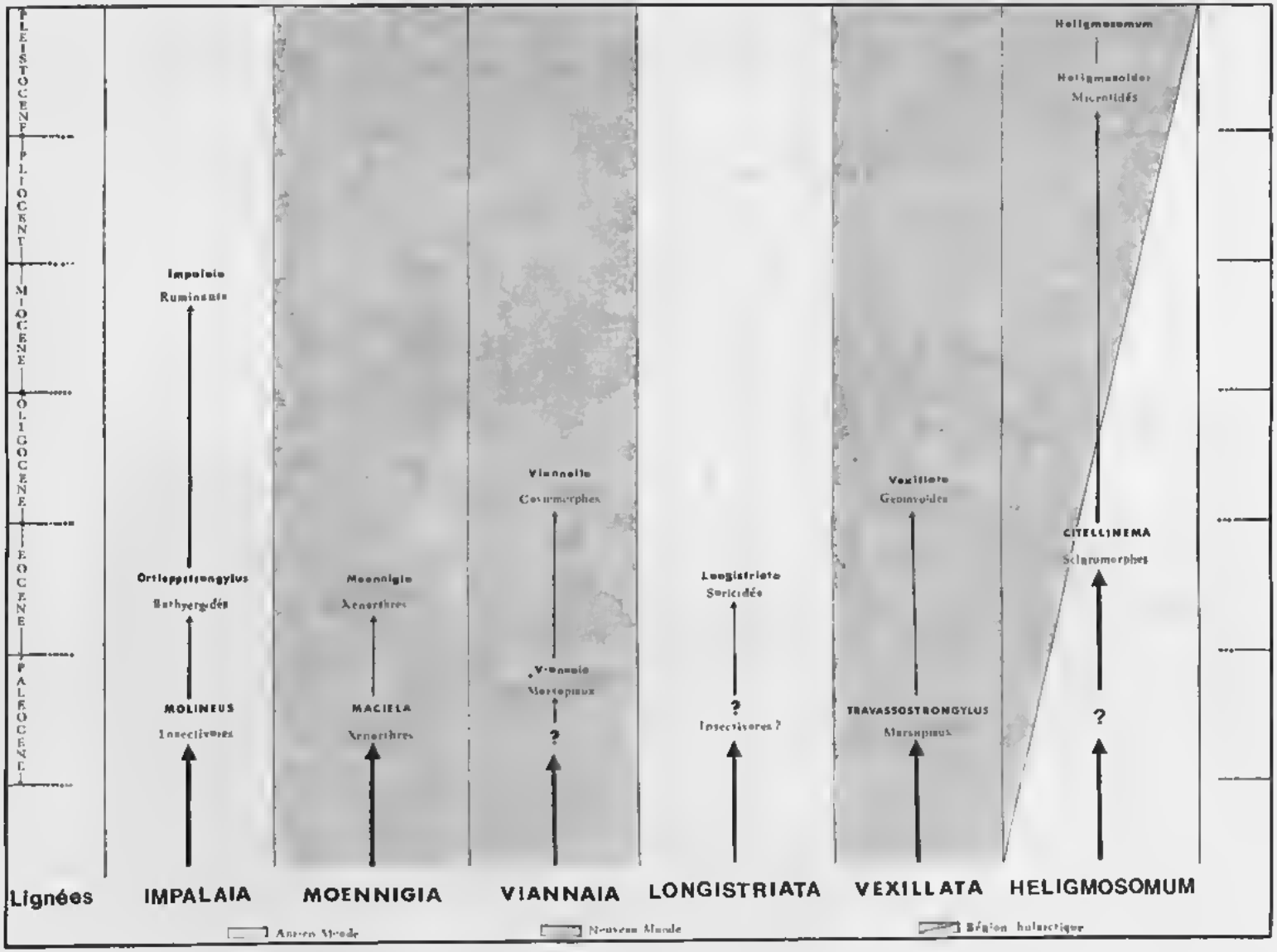


FIG. 95.

Hypothèses sur l'origine des lignées *Impalaia*, *Moennigia*, *Viannaia*, *Longistriata*, *Vexillata* et *Heligmosomum* en fonction de la paléobiogéographie des hôtes.

Les genres dont le nom est écrit en lettres majuscules sont des Trichostrongylides, en lettres minuscules, des Heligmosomes.

Le passage des formes didelphes aux formes monodelphes est signalé par la différence d'épaisseur des flèches.

Source : MNHN, Paris

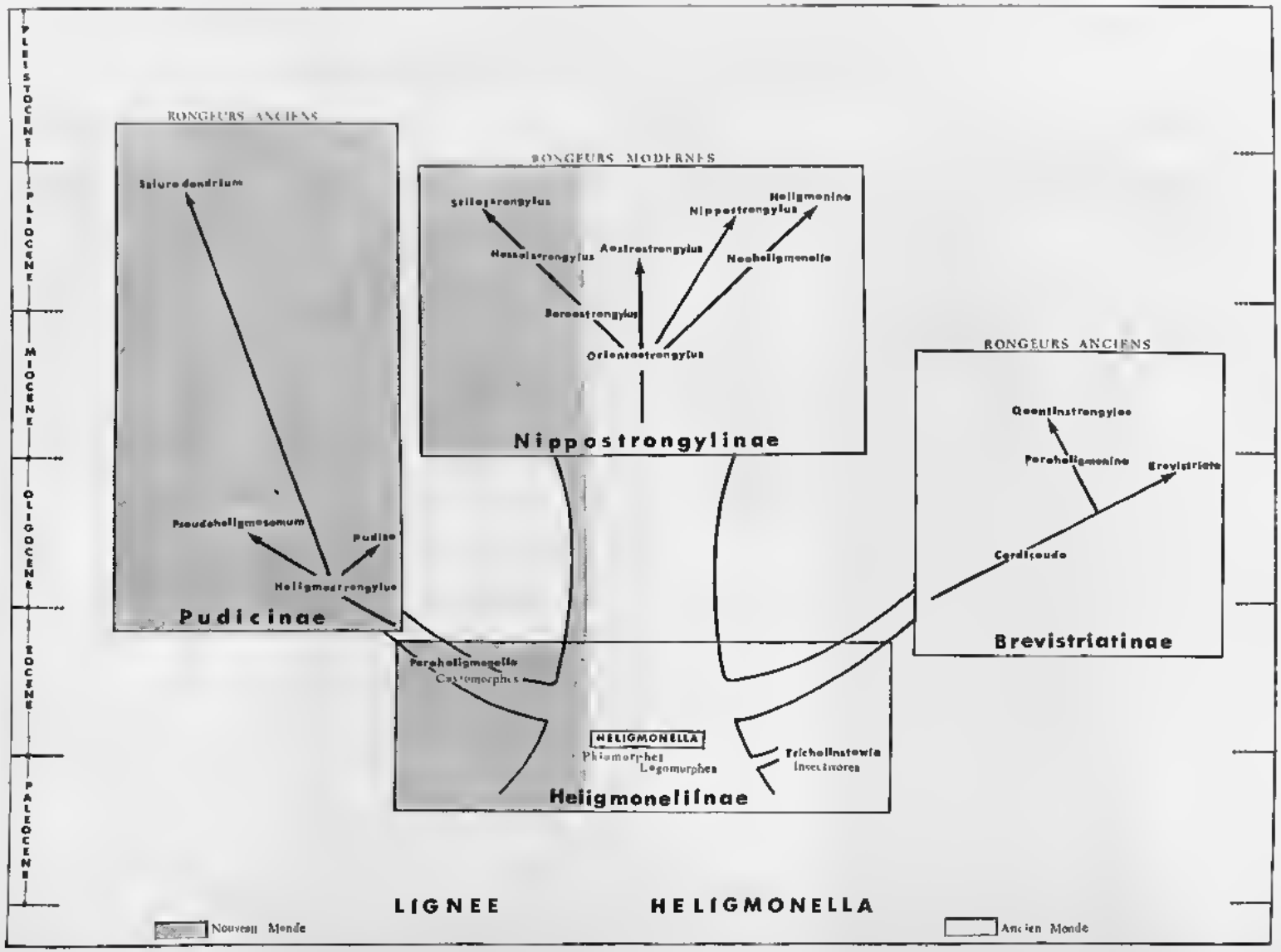


FIG. 96.

Arbre phylétique de la lignée *Heligmonella* établi en fonction de la paléobiogéographie des hôtes.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

La famille des Heligmosomidae groupe les Nématodes Trichostrongyloidea dont un des utérus est atrophié.

L'intérêt de ce groupe réside dans les points suivants :

1) Ce sont des parasites qui conservent beaucoup de caractères proches de ceux des ancêtres libres, les Rhabditides, et dont la phylogénie est relativement facile à suivre.

2) Ils sont très nombreux, ont une morphologie riche et sont répartis dans le monde entier chez des animaux variés.

3) Ce sont des parasites d'évolution récente. Les formes les plus archaïques peuvent être datées du début du Tertiaire, mais certaines lignées n'ont évolué qu'à la fin du Tertiaire et au début du Quaternaire.

L'expérience du groupe nous a montré rapidement que le fil conducteur permettant d'interpréter l'évolution de la famille était fourni par le synlophe, c'est-à-dire l'ensemble d'arêtes ou de crêtes saillant à la surface du corps qui constitue l'appareil de fixation de l'helminthe sur la muqueuse de son hôte.

En pratiquant des autopsies, et grâce à l'obligeance de nombreux collègues, nous avons pu recueillir et étudier environ 150 espèces, représentant, croyons-nous, un échantillonnage caractéristique des formes existant dans le monde entier.

Dans une quarantaine de publications préliminaires, nous avons décrit ces espèces (dont 70 nouvelles), en cherchant particulièrement à préciser les caractères du synlophe qui n'avaient jamais attiré l'attention.

Le présent travail constitue la synthèse des données précédentes.

Après avoir cherché à préciser l'importance relative des différents caractères morphologiques, nous tentons une étude approfondie du synlophe et de son évolution, et nous essayons, sur ces bases, d'établir une systématique naturelle. Quelques problèmes particuliers (faunes d'espèces congénères et leur formation ; degré d'évolution des lignées parasitaires par rapport à leur ancienneté relative ; évolution des lignées parasitaires par rapport à celle des lignées d'hôtes) sont brièvement analysés.

Le groupe, à notre avis, peut être divisé en 10 sous-familles et 32 genres. Nous définissons ces unités systématiques. Nous donnons la liste des espèces que nous avons étudiées, celle des espèces que nous ne connaissons pas, mais dont la description originale permet le classement, et nous tentons de préciser l'origine et l'évolution de chaque genre.

Nous prenons pour hypothèses :

1) qu'une lignée parasitaire se diversifie essentiellement au moment où l'apparition et l'explosion d'un groupe d'hôtes offre de nouvelles niches écologiques ;

2) que l'évolution des Nématodes s'arrête rapidement et ne se poursuit ultérieurement que par les spéciations banales qui accompagnent l'isolement des souches.

La confrontation de nos hypothèses sur l'évolution des Hèligmosomes et de ce que l'on sait sur la paléobiogéographie des hôtes se révèle satisfaisante et nous conduit aux conceptions suivantes.

Source : MNHN, Paris

Nous pouvons distinguer 5 petites lignées anciennes, une grande lignée dont l'évolution couvre tout le Tertiaire, et une petite lignée moderne.

Ces lignées sont les suivantes :

1) La lignée *Impalaia*, qui dérive des Trichostrongylides *Molineus* caractéristiques des Mammifères apparus dès le Paléocène, et se retrouve actuellement chez les Bathyergidés. Une nouvelle poussée s'est adaptée ultérieurement aux Bovidés lorsqu'ils sont arrivés en Afrique.

2) La lignée *Moennigia*, dont l'ancêtre à 2 utérus se trouve chez les Xénarthres, et qui est restée caractéristique de ce groupe d'hôtes.

3) La lignée *Viannaia*, dont nous ne connaissons pas l'ancêtre, et qui est caractéristique des Marsupiaux américains. La lignée a évolué secondairement chez certains Caviomorphes (Chinchillidés, Caviidés, Hydrochoeridés et Cuniculidés).

4) La lignée *Vexillata*, dont l'ancêtre Trichostrongylide est connu chez les Marsupiaux américains, et qui s'est adaptée aux Rongeurs Geomyoidea.

5) La lignée *Longistriata*, dont nous ne connaissons pas l'origine, et qui est actuellement caractéristique des Soricidés holarctiques.

6) Le genre le plus primitif de la grande lignée *Heligmonella* est connu chez des Phiomorphes africains et des Lagomorphes asiatiques. Un genre apparenté existe chez les Talpidés paléarctiques.

A l'Éocène supérieur — Oligocène inférieur, la lignée est passée d'Afrique en Amérique du Sud avec les Phiomorphes et a colonisé certains Caviomorphes (Erethizontidés, Echimyidés, Capromyidés et Dasyproctidés).

En même temps, dans l'Ancien Monde, la lignée parallèle évolue chez tous les Rongeurs existant à l'époque (Hystricidés, Sciuromorphes et Gliridés).

A l'Oligocène se situe un curieux phénomène de repos évolutif, car les Cricétidés apparaissent et se diversifient sans être contaminé par les Héligmosomes.

Au contraire, à la fin du Miocène, lorsque les Muridés explosent à partir de l'Asie, la lignée parasitaire reprend son expansion avec un rameau moderne nettement distinct du précédent.

Elle conquiert le monde en même temps que les Muridés se répandent. A partir du genre asiatique *Orientostrongylus*, se diversifient les genres *Boreostrongylus* (région paléarctique), *Austrostrongylus* et *Nippostrongylus* (région australienne) et *Neoheligmonella* (région éthiopienne).

Ultérieurement, le genre *Boreostrongylus* passe avec les Microtidés dans le Nouveau Monde et va donner une riche diversification chez les Cricétidés nord puis sud-américains.

Un certain nombre de genres s'individualisent encore à cette époque à partir des lignées en place dans chaque région du monde.

7) La lignée *Heligmosomum*, qui est très différente des précédentes, et qui prend naissance à partir des Trichostrongylides parasites de Sciuridés. Elle est caractéristique des Microtidés et les formes les plus primitives sont concentrées en Europe Centrale. Nous estimons donc qu'elle est contemporaine de l'apparition des Microtidés, c'est-à-dire située au Pliocène supérieur.

L'étude d'un groupe parasitaire dont l'évolution est moderne conduit donc à des conceptions différentes de celles qui sont généralement admises sur l'évolution parallèle de l'hôte et du parasite. Pour nous, les faits déterminants résident dans l'époque d'apparition et dans les migrations des hôtes fondamentaux.

En dehors des phénomènes de spéciation habituels par isolement géographique (ou, ce qui revient au même en parasitologie, par capture de nouveaux hôtes), les véritables explosions parasitaires nécessitent apparemment l'apparition d'un grand nombre de niches écologiques nouvelles.

L'exemple des Cricétidés, qui n'ont été contaminés que très tardivement, montre cependant que la présence de niches nouvelles est une condition nécessaire, mais non suffisante.

Source : MNHN, Paris

SUMMARY

The nematode family Heligmosomidae embraces Trichostrongyloidea in which one of the uteri is atrophied. The group is interesting for the following reasons :

1. These parasites conserve many characters close to those of freeliving ancestors, the rhabditids, and the phylogeny is relatively easy to follow.
2. They are very common, have a diverse morphology, and a world-wide distribution in a variety of animals.
3. They are recently evolved parasites ; the most archaic forms can be dated to the beginning of the Tertiary but certain lines have evolved only from the end of the Tertiary and the beginning of the Quaternary.

Study soon showed that the thread which would enable us to interpret the evolution of the family was furnished by the *synlophe*, the combination of euticular structures on the surface of the body, which serves as an apparatus to fix the worm onto the mucosa of the host. The elements of the cuticle are defined as follows :

1. *Arête* — salient longitudinal, euticular ridges supported by a cuticularized internal skeleton and appearing as a spine in cross section.
2. *Comarête* — highly developed ridges resulting from the fusion of several *arêtes*.
3. *Crête* — a longitudinal or oblique euticular ridge without an internal cuticularized supporting element (cf. arête).
4. *Carène* — a cuticular longitudinal formation situated on the left side of the body and appearing in cross section as a large vesicule generally supported by the left lateral *arête* and the adjacent dorsal *arête* both of which are hypertrophied.
5. *Synlophe* — the apparatus of fixation made up by the ensemble of *arêtes* or *crêtes* ; found in numerous trichostrongyloids especially the heligmosomes.

In carrying out necropsies and, thanks to the co-operation of many colleagues, it has been possible to study some 150 species. This large ensemble of species is representative of forms existing in the entire world. These species, 70 of which were new to science, have been described in some 40 publications and in each instance particular attention has been paid to the characteristics of the synlophe which has hitherto been neglected. The present study is a synthesis of these previous studies.

After consideration of the relative importance of different morphologieal characters we have undertaken a detailed study of the synlophe and its evolution and on the basis of this latter study, attempted to establish a natural classification of the Heligmosomidae. Some special problems were also briefly analyzed e.g. the fauna of congeneric species and their evolution ; the degree of evolution of parasitic lines in relation to their relative antiquity ; evolution of parasitic lines in relation to that of the evolutionary lines of their hosts.

The Heligmosomidae are divided into 10 subfamilies and 32 genera for which diagnoses are given. All the species studied herein and those which were not studied but about which enough is

Source : MNHN, Paris

known to permit classification, are listed. An attempt has been made to determine the origin and evolution of each genus.

This study is based on the following hypotheses : —

1. that a parasitic line diversifies mainly when the appearance and sudden success of a group of hosts offers new ecological niches to the parasites.
2. that the evolution of nematodes declines rapidly and is represented thereafter by ordinary speciation which accompanies the isolation of populations.

The hypothesis about the evolution of the Heligmosomidae accords well with knowledge of the paleobiogeography of the various hosts and leads to the concepts outlined below.

It is possible to distinguish 5 small ancient evolutionary lines, one large line whose evolution covers the entire Tertiary, and a small modern line.

These lines are as follows : —

1. The *Impalaia* line which is derived from trichostrongylids like *Molineus* characteristic of mammals which originated during the Paleocene. The line is now found in the Bathyergidae. A new evolutionary push adapted worms ultimately to the Bovidae when they arrived in Africa.
2. The *Moennigia* line with an ancestor with 2 uteri found in Xenarthres and which is still characteristic of this group of hosts.
3. The *Viannaia* line characteristic of American marsupials. The ancestor of these worms remains unknown. The line evolved secondarily in certain caviomorphes (Chinchillidae, Caviidae, Hydrochoeridae and Cuniculidae).
4. The *Vexillata* line of which the trichostrongylid ancestor is known in the American marsupials and which is adapted to rodents of the Geomyoidea.
5. The *Longistriata* line whose origin remains unknown, and which is now characteristic of holarctic Soricidae.
6. The most primitive genus of the great *Heligmonella* line occurs in African phiomorphs and asiatic lagomorphs. An apparent genus occurs in palearctic Talpidae. During the upper Eocene and lower Oligocene the line passed from Africa into South America with the phiomorphs and colonized certain caviomorphs (Erethrizontidae, Echimyidae, Capromyidae and Dasyproctidae). At the same time, in the old world the parallel line evolved in all the rodents existing during this period (Hystricidae, sciuromorphs, Gliridae).

   During the Oligocene we find a curious lack of evolutionary activity in the heligmosomes as the Cricetidae appeared and diversified without becoming colonized by them. However, at the end of the Miocene when the Muridae suddenly diversified from Asia the parasitic line underwent a renewed expansion with a modern branch clearly distinct from the preceding. This line spread throughout the world at the same time as the Muridae spread. From the asiatic genus *Orientostrongylus* diverged the genera *Boreostrongylus* (Palearctic region), *Austrostrongylus* and *Nippostrongylus* (Australian region), and *Neoheligmonella* (Ethiopian region). Eventually the genus *Boreostrongylus* passed with the Microtidae to the new world and gave rise to a rich diversification in the Criectidae, first in North America, and then later in South America.

   A certain number of genera developped also during this period from lines established in each region of the world.
7. The *Heligmosomum* line, which is very distinct from the preceding lines, takes its origin from trichostrongyle parasites of Sciuridae. It is characteristic of Microtidae and the most primitive forms are concentrated in central Europe. Possibly, therefore, its origin is contemporaneous with the appearance of the Microtidae during the upper Pliocene.

Source : MNHN, Paris

Thus, study of a parasitic group of recent or modern origin leads to conclusions quite different from those which emphasize the parallel evolution of the host and the parasite. In our view, the basic factors in the evolution reside in the time of appearance and the spread or migration of the basic hosts. Apart from the ordinary phenomenon of speciation by geographic isolation (or, that which is essentially the same in parasitology, the acquisition of new hosts), the real parasitic explosions apparently require the appearance of a great number of new ecological niches (i.e. new hosts). The example of the Cricetidae which has been colonized by heligmosomes very late shows, however, that the presence of new niches is a necessary condition of evolution but not in itself sufficient for it.

Key to the Subfamilies of the Heligmosomidae

1 — (8) *Synlophe* consisting of *arêtes*. Chitinoid axis of the middle part of the spicule normal.

2 — (5) *Synlophe* with usual bilateral symmetry.

3 — (4) *Synlophe* with an equal dorso-ventral symmetry. *Arêtes* equal in size and orientated perpendicularly to the body wall.
Parasites of Bathyergidae and ethiopian ruminants..... *Impalaiinae*

4 — (3) *Synlophe* without dorso-ventral symmetry. General orientation of the *arêtes* from the ventral towards the dorsal surface.
Parasites of neotropical Xenarthres..... *Moennigiinae*

5 — (2) *Synlophe* not bilaterally symmetrical.

6 — (9) Lateral faces of body unarmed with *arêtes*.

7 — (8) *Synlophe* consisting of only 3 ventral *arêtes* or ventral and dorsal *arêtes* present and in number more than 8.
Parasites of marsupials, caviomorphes and neotropical primates..... *Viannaiinae*

8 — (7) With 4 ventral and 4 dorsal *arêtes*.
Parasites of holarctic Soricidae..... *Longistriatinae*

9 — (6) At least one lateral face with *arêtes*.

10 — (11) The two right *arêtes* symmetrical in relation to the frontal axis and situated in a common extension perpendicular to this axis, or the right dorsal *arête* only is orientated perpendicular to the frontal axis. 8-10 *arêtes* in addition to those of the *carène* present.
Parasites of geomyoidean rodents of the New World..... *Vexillatinae*

11 — (10) The two right *arêtes* are not in a common prolongation.

12 — (13) *Carène* absent and number of *arêtes* equal or less than 13 (if there are 13 the dorsal side is divided in its anterior part).
Parasites of palearctic Talpidae, some archaic ethiopian and neotropical rodents and palearctic and oriental lagomorphs..... *Heligmonellinae*

13 — (12) *Carène* present, or if absent, the number of *arêtes* equal or more than 13 (if there are 13, the dorsal side is divided in its posterior half).

14 — (17) *Carène* well developed.
Parasites of ancient rodents, caviomorphes, Hystricidae, Sciuridae and Gliridae.

15 — (16) Dorsal side divided in its anterior half.
Parasites of rodents of the New World..... *Pudicinae*

16 — (15) Dorsal side divided in its posterior half.
Parasites of rodents of the Old World..... *Brevistriatinae*

Source : MNHN, Paris

17 — (14) *Carène* absent or reduced.
Parasites of recent rodents of the Cricetidae, Gerbillidae, Muridae and Microtidae of the Old and New World..... *Nippostrongylinae*

18 — (1) *Synlophe* consisting of *crêtes*. Chitinoid axis of the middle part of the spicule divided into two.
Parasites of holarctic rodents, especially Microtidae..... *Heligmosominae*

Laboratoire de Zoologie (Vers)
du Muséum National d'Histoire Naturelle,
associé au C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Andreyko, O. F., 1963. — K. izucsenyiju parazitofaunii szrednyevo szlepūsa *Spalax leucodon* Nordm. *Parazitu zsiv. i. rasztyenij Moldavii*, 10-18.

Artigas, P. et G. Pacheco, 1933. — *Longistriata maldonadoi* n. sp. (Nematoda) Trichostrongylidé parasite du *Myocastor coypus*. *C. R. Soc. Biol.*, **112**, 10, pp. 1004-1006.

Baer, J. C., 1955. — Incidence de la spécificité parasitaire sur la taxinomie. Problèmes d'évolution chez les Cestodes Cyclophyllidiens. *Bull. Soc. Zool. France*, **80**, 4, pp. 275-287.

Barus, V. et B. Rysavy, 1967. — Nematodes parasitic in the Genus *Capromys* (*Rodentia*) from Cuba and the life cycle of *Pseudoheligmosomum howelli* (Pérez-Vigueras, 1934). *Folia paras.* (*Praha*), **14**, pp. 335-347.

Baylis, H. A., 1926. — On a Trichostrongylid nematode from the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*). *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, ser. 9, **18**, pp. 455-464.

—— 1928. — On a Trichostrongylid nematode from the Bank Vole (*Evotomys glareolus*). *Ibid.*, ser. 10, **1** pp. 280-283.

—— 1947. — Some roundworms and flatworms from the West Indies and Surinam. I. Nematodes and Acanthocephala. *J. Linn. Soc. London Zool.*, **41**, pp. 394-405.

Bollenger, C. L., 1922. — The structure and systematic position of *Strongylus polygyrus*. *Parasitology*, **14**. pp. 206-213.

Caballero, E. et C. Cerecero, 1943. — *Longistriata convoluta* n. sp. (Nematoda : Trichostrongylidae) parasito del intestino de una tuza, *Crateogeomys merriami* (Thomas). *An. Inst. Biol. Mexico*, **14**, pp. 201-205.

Cabrera, A., 1960. — Catalogo de los Mamiferos de America del Sur. I. (Methateria-Unguiculata-Carnivora). *Rev. Mus. Argent. Ciencias Nat. « Bernardino Rivadavia », Ciencias Zool.*, **4**, **1**, 307 pp.

—— 1960. — Catalogo de los Mamileros de America del Sur. II. (Sirenia — Perissodactyla — Artiodactyla — Lagomorpha — Rodentia — Cetacea). *Ibid.*, **4**, 2, 732 pp.

Cameron, T. W. M., 1923. — Studies on two new genera and some little known species of the nematode family *Trichostrongylidae* Leiper. *J. Helm.*, **1**, pp. 71-96.

—— 1937. — A new species of *Heligmosominae* from the Labrador collared-lemming (résumé en Russe). *Travaux helminthologiques présentés à l'Académicien K. I. Skrjabin*, pp. 66-68.

—— et I. W. Parnell, 1933. — The internal parasites of land mammals in Scotland. *Proc. R. Phys. Soc.*, **22**, pp. 133-154.

Chabaud, A. G., 1956. — Remarques sur les Nématodes parasites du caecum des éléphants, milieu très préservé des phénomènes de sélection. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **245**, 4, pp. 436-439.

—— 1958. — Remarques sur l'évolution et la taxonomie chez les Nématodes parasites de Vertébrés. *Proc. XVth Intern. Cong. Zool.*, section VIII, paper 27, pp. 679-680.

—— 1959. — Remarques sur la systématique des Nématodes *Trichostrongyloidea*. *Bull. Soc. Zool. France*, **84**, 5-6, pp. 473-483.

—— 1970. — Adaptation hôte-parasite chez les Nématodes de Vertébrés. Évolution du phénomène. *J. of Par.*, **56**, 4, pp. 50-51.

—— *in* Grasse, P. P., 1965. — *Traité de Zoologie*, **4**, 3, pp. 732-1497.

Source : MNHN, Paris

—— et O. Bain, 1965. — *Aelurostronylus pottoi* n. sp. Métastrongylide parasite de Primates. Remarques sur les affinités entre les Nématodes de Carnivores, d'Insectivores et de Lémuriens. *Ann. Parasit. Paris* ; **40**, 5, pp. 569-573.

——, O. Bain et F. Puylaert, 1966 (1967). — Description de trois nouveaux Nématodes *Molineinae* et considérations sur la systématique et le caractère archaïque de cette sous-famille. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e . ér., **38**, 6, pp. 904-920.

—— et E. R. Brygoo, 1964. — L'endémisme chez les Helminthes de Madagascar. *Compte Rendu sommaire des Séances de la Société de Biogéographie, Paris*, nº 356, pp. 3-13.

—— et M. C. Desset, 1966. — *Nippostrongylus rauschi* n. sp. Nématode de Dermoptères et considérations sur *N. brasiliensis* parasite cosmopolite des Rats domestiques. *Ann. Parasit. Paris*, **41**, 3, pp. 243-249.

—— et M. C. Durette, 1963. — Évolution des asymétries chez les Nématodes Héligmosomatidés. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **257**, sér. D, pp. 2325-2327.

——, F. Puylaert, O. Bain, A. J. Petter et M. C. Durette-Desset, 1970. — Remarques sur l'homologie entre les papilles cloacales des Rhabditides et les côtes dorsales des Strongylida. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **271**, série D, pp. 1771-1774.

——, R. L. Rausch et M. C. Desset, 1963. — Nématodes parasites de Rongeurs et Insectivores japonais. *Bull. Soc. Zool. France*, **88**, 5-6, pp. 489-512.

Chandler, A. C., 1932. — A new species of *Longistriata* (Nematoda) from the Cotton Rat, *Sigmodon hispidus*, with notes on the division of Heligmosominae into genera. *J. Paras.*, **19**, 1, pp. 25-30.

Cram, E. B., 1927. — Bird parasites of the Nematoda Suborders *Strongylata*, *Ascaridata* and *Spirurata*. *U. S. Nat. Mus. Bull.*, **140**, xvii + 465 pp.

Croveri, F., 1929. — Un nuovo Strongylide : *Anthostrongylus somalilensis* Croveri, 1917 (n. g., n. s.). Parasita dei dromadari somali e la strongylosi intestinale epizootica dei dromadari « Ber Cursu ». *Arch. Ital. Sc. Med. Colon. Tripoli*, **10**, pp. 143-170.

Desportes, C., 1943. — Un curieux nématode, *Heligmosomum costellatum* (Dujardin, 1845). *Ann. Parasit Paris*, **19**, 4-6, pp. 160-167.

—— et A. G. Chabaud, 1961. — Deux Trichostrongyles parasites de musaraignes à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ann. Parasit. Paris*, **36**, 3, pp. 402-408.

Desset, M. C., 1964. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes. Étude de cinq espèces parasites de Rongeurs de La Mabokè. *Cah. La Maboké*, **2**, 1, pp. 39-78.

Diaz-Ungria, C., 1963. — Nématodes parasites, nouveaux ou intéressants du Venezuela. *Ann. Parasit. Paris*, **38**, 6, pp. 893-913.

Dikmans, G., 1935. — New Nematodes of the genus *Longistriata* in Rodents. *J. Wash. Ac. Sc.*, **25**, pp. 72-81.

—— 1940. — A note on the genera *Nematospiroides* Baylis, 1926, and *Sincosta* Roè, 1929 (*Nematoda : Heligmosomidae*) with descriptions of two new species of *Nematospiroides*. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, **7**, pp. 79-82.

—— 1946. — A new nematode, *Longistriata caudabullata* n. sp. (*Nematoda : Viannaiinae*) from the short-tailed shrew, *Blarina brevicauda*. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, **13**, pp. 14-16.

Dubinin, V. B., 1953. — « Un nouveau nématode des glandes mammaires de Campagnols et quelques données sur sa biologie ». *Biul. Moskov. Obsh. Ispyt. Prir. Otdel. Biol., n. s.*, **4**, pp. 51-66 (en russe).

Dujardin, F., 1845. — *Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux*. Paris, xvi + 654 + 15.

Durette-Desset, M. C., 1966 a. — Sur deux nouveaux Trichostrongyles, parasites du Porc-Épic au Viet-Nam. *Ann. Parasit. Paris*, **41**, 5, pp. 453-466.

—— 1966 b. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes. II. Étude de cinq *Longistriata*, parasites de Rongeurs africains. *Cah. La Maboké*, **4**, 2, pp. 120-140.

—— 1967. — Évolution des Nématodes Héligmosomes en rapport avec celle de leurs hôtes fondamentaux, les *Microtidae*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, **265**, pp. 1500-1503.

—— 1968 a. — Identification des Strongles des Mulots et Campagnols décrits par Dujardin. *Ann. Parasit. Paris*, **43**, 3, pp. 387-404.

Source : MNHN, Paris

—— 1968 b. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes. III. Étude de sept espèces parasites de Rongeurs néarctiques et rétablissement du genre *Heligmosomoides* Hall, 1916. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **40**, 1, pp. 186-209.

—— 1968 c. — Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. I. Description de deux nouvelles espèces : *Stilestrongylus freitasi*, parasite de *Zygodontomys lasiurus*, et *Viannella lenti*, parasite de *Galea spixi*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e Sér., **40**, 2, pp. 403-412.

—— 1968 d. — Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. II. Nouvelles données morphologiques sur quatre espèces du genre *Heligmodendrium*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e Sér., **40**, 3, pp. 612-620.

—— 1968 e. — Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. III. Nouvelles données morphologiques sur cinq espèces parasites de Rongeurs ou de Primates. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e Sér., **40**, 6, pp. 1215-1221.

—— 1968 f. — Helminthes de Marsupiaux américains, Trichostrongyloidea. *Bull. Soc. Zool. France*, **93**, 4, pp. 581-594.

—— 1969 a. — Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. IV. Description de *Longistriata hoineffae* n. sp., parasite de Cricétidés, et étude du système des arêtes cuticulaires de *L. epsilon* Travassos, 1937, et *L. dollfusi* Diaz-Ungria, 1963. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **41**, 1, pp. 328-337.

—— 1969 b. — Nouvelles données morphologiques sur quelques Nématodes Héligmosomes, parasites de Rongeurs. *Ann. Parasit. Paris*, **44**, 1, pp. 37-46.

—— 1969 c. — Redescription de l'Héligmosome du Loir (*Glis glis* L.). *Ann. Parasit. Paris*, **44**, 5, pp. 609-616.

—— 1969 d. — Étude du système des arêtes cuticulaires de trois Nématodes Héligmosomes : *Longistriata kinsellai* n. sp., *L. seurati* Travassos et Darriba, 1929, *L. hokkaidensis* Chabaud, Rausch et Desset, 1963, parasites de Rongeurs. *Ann. Parasit. Paris*, **44**, 5, pp. 617-624.

—— 1969 e. — Remarques sur un *Citellinema* sp., Nématode Trichostrongylide parasite d'un *Glaucomys sabrinus* en Californie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **41**, 4, pp. 940-945.

—— 1969 f. — Sept nouvelles espèces de Nématodes Héligmosomes parasites d'un *Atherurus africanus* Gray, et remarques sur leur répartition dans l'intestin. *Cah. La Maboké*, **7**, 2, pp. 109-130.

—— 1969 g. — Description de *Quentinstrongylus graphiuri* n. gen., n. sp., Héligmosome parasite d'un Gliridé en Afrique Tropicale. *Cah. La Maboké*, **7**, 2, pp. 131-134.

—— 1969 h. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes, parasites de Muridés australiens. *Ann. Parasit. Paris*, **44**, 6, pp. 733-747.

—— 1970 a. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes. IV. Description de six espèces nouvelles, parasites de Sciuridés africains ; redescription d'*Heligmonina mogna* Baylis, 1928 et d'*Heligmonella streptocerca* Baylis, 1928. *Cah. La Maboké*, **8**, pp. 41-62.

—— 1970 b. — Nématodes Trichostrongyloidea, parasites d'Édentés sud-américains. *Bull. Soc. Zool. France*, **95**, 1, pp. 105-129.

—— 1970 c. — Coexistence d'espèces congénères de Nématodes Héligmosomes dans l'intestin de Rongeurs africains. *C. R. Acad. Sc. Paris*, Sér. D, **270**, pp. 2355-2358.

—— 1970 d. — Description de *Vexillata petteri* n. sp., Nématode Héligmosome parasite d'un Rongeur néarctique. *Ann. Parasit. Paris*, **45**, 3, pp. 289-293.

—— 1970 e. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes. IV. Cinq nouvelles espèces, parasites de Rongeurs africains. *Cah. La Maboké*, **8**, 2, pp. 125-137.

—— 1970 f. — Description de deux nouvelles espèces de Nématodes Héligmosomes parasites de Rongeurs africains et de la femelle de *Longistriata rara* Durette-Desset, 1970. *Cah. La Maboké*, **8**, 2, pp. 139-146.

—— 1970 g. — Affinités de l'Héligmosome *Ortleppstrongylus bathyergi* (Ortlepp, 1939) n. gen., n. comb., avec les Trichostrongylides Molineinae. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **42**, 2, pp. 415-418.

—— 1970 h. — *Brevistriata bergerardi*, nouveau Nématode Héligmosome, parasite d'un Écureuil en Corée. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **42**, 2, pp. 419-423.

—— 1970 j. — Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. VI. Étude de cinq espèces, parasites de Rongeurs Dasyproctidés. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **42**, 3, pp. 590-600.

—— 1970 k. — Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. VII. Description de trois espèces nouvelles, parasites de *Proechimys semispinosus* (Rongeurs Échimyidés). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **42**, 3, pp. 601-608.

Source : MNHN, Paris

—— 1970 l. — Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. VIII. Description de six nouvelles espèces parasites de Cricétidés. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **42**, 4, pp. 730-744.

—— 1970 m. — Caractères primitifs de certains Nématodes Héligmosomes, parasites de Muridés et de Cricétidés orientaux. Définition d'*Orientostrongylus* n. gen. *Ann. Parasit. Paris* **45**, 6, pp. 829-837.

—— 1970 n. — Le genre *Nippostrongylus* Lane, 1923 (Nématode-Héligmosomatidé). *Ann. Parasit. Paris* **45**, 6, pp. 815-821.

—— 1970 o. — *Tenorastrongylus* n. gen. (Nématode-Héligmosomatidé) parasite de Muridés. *Ann. Parasit Paris* **45**, 6, pp. 823-828.

—— 1971 a. — Compléments à l'étude morphologiques de quelques nématodes Héligmosomes parasites de Rongeurs et de Ruminants. *Bull. Mus.* (sous presse).

—— 1971 b. — Compléments morphologiques à l'étude de quelques nématodes Héligmosomes, parasites de Rongeurs américains. *Ann. Parasit.* (sous presse).

—— 1971 c. — Étude du synlophe de quelques espèces de Nématodes Héligmosomes, parasites de Rongeurs holarctiques. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (sous presse).

—— et A. G. Chabaud, 1967. — Description d'un nouveau Nématode Héligmosome, parasite d'un Écureuil volant. *Bull. Soc. Zool. France*, **92**, 1, pp. 227-233.

—— et R. Tchéprakoff, 1969. — Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. V. Description de trois nouvelles espèces parasites du *Cercomys cunicularius* Cuvier, 1829. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **41**, 2, pp. 584-597.

—— et C. Vaucher, 1971. — Nématodes Héligmosomes parasites d'Insectivores Talpidés. *Ann. Parasit. Paris* (sous presse).

Ehrenford, F. A., 1954. — The life cycle of *Nematospiroides dubius* Baylis (Nematoda : Heligmosomidae). *J. Paras.*, **40**, 4, pp. 480-481.

Erhardova, B., 1955. — « Die Helminthofauna der maüseartigen Nagetiere des Nationalparks in der Hohen Tatra. » *Zool. a Ent. Listy*, **4**, 4, pp. 353-364.

—— 1959. — *Oswaldonema rysavyi* n. sp. und *Viannella chinensis* n. sp. (Nematoda : Heligmosomatidae) bei chinesischen nagern. *Ceskosl. Parasit.*, **6**, 1, pp. 93-96.

Fahmy M. A., 1956 a. — Studies on *Morganiella talpae* and the taxonomic consideration of the genus *Morganiella* (Nematoda : Trichostrongylidae). *Zeitsch. Parasitenk.*, **17** (5), pp. 346-348.

—— 1956 b. — An investigation on the life cycle of *Nematospiroides dubius* (Nematoda : Heligmosomidae) with special reference for the freeliving stages. *Ibid.*, pp. 394-399.

Freitas, J. F. T. et H. Lent, 1934. — Novo nematodeo da sub-familia *Heligmosominae* Travassos, 1914, parasito de *Agouti paca* (L.) : *Avellaria avellari* n. g., n. sp. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **28**, 4, pp. 577-583.

—— et H. Lent, 1937. — Sur deux genres de *Heligmosominae*. *Ann. Acad. Brasileira Sc.*, **9**, 1, pp. 41-47.

——, H. Lent et J. L. Almeida, 1937. — Pequena contribuiçao ao estudo da fauna helminthologica da Argentina (Nematoda). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **32**, 2, pp. 195-209.

Gedoelst, L., 1917. — Nématodes parasites du *Sciurus prevosti* de Sumatra. *Rev. Zool. Afr.*, **5**, 2, pp. 153-162.

Goodey, T., 1925. — *Viannella viscaciae* n. sp. a nematode parasite of the South American *Viscacia viscacia*. *J. Helminth.*, **3**, 3-4, pp. 157-162.

Hall, M. C., 1916. — Nematodes parasites of Mammals of the orders *Rodentia*, *Lagomorpha*, and *Hyracoidea*. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **50**, pp. 1-258.

Hoffstetter, R. et R. Lavocat, 1970. — Découverte dans le Déséadien de Bolivie de genres Pentalophodontes appuyant les affinités africaines des Rongeurs Caviomorphes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **271**, sér. D, pp. 172-175.

Inglis, W., 1967. — The geographical and evolutionary relationships of Australian trichostrongyloid parasites and their hosts. *J. Linn. Soc. London Zool.*, **47**, 312, pp. 327-347.

—— et C. G. Ogden, 1965. — Descriptions of some Strongyles (Nematoda) from Mammals in East Nepal : with records of other parasitic Nematodes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, **13**, 7, pp. 229-245.

Khalil, M., 1932. — Parasites from Liberia and French Guinea. Part I. Nematoda. *Zeitsch. Parasitenk.*, **4**, pp. 431-458.

Source : MNHN, Paris

Kirshenblat, I. D., 1949. — « Sur la faune helminthologique de *Mesocricetus auratus brandti* Nehr. » *Uchen. Zapiski Leningrad Gosudarstv. Univ.* (101), *Ser. Biol. Nauk* (19), pp. 110-127 (en russe, ouvrage non consulté).

—— 1965. — « Nuvūj vid nematodii oroda *Heligmosomum* Railliet et Henry, 1909 iz kisecsnyida szlepūsa *Spalax graecus* Méhely ». *Helminthologia*, **6**, pp. 273-276.

Konno, S., 1958. — On *Longistriata speciosa* n. sp. from *Apodemus speciasus*. *Med. Biol.*, **48**, 2, pp. 56-58.

Krotov, A. I., 1959. — Two new species of helminth parasites in vertebrates in the Island of Sakhalin. *Acta Veterin., Budapest IX*, **1**, pp. 7-12.

Kuns, M. L. et R. Rausch, 1950. — An ecological study of Helminths of some Wyoming voles (*Microtus* spp.) with a description of a new species of *Nematospiroides* (Heligmosomidae : Nematoda). *Zoologica, New York Zool. Soc.*, **35**, 3, pp. 181-188.

Lane, C., 1923. — Some Strongylata. *Parasitology*, **15**, pp. 348-364.

Lavocat, R., 1967. — Histoire des Mammifères. *Éditions du Seuil. Coll. Microcosme. Série Le Rayon de la Science*, 190 pp.

—— 1969. — La Systématique des Rongeurs hystricomorphes et la dérive des continents. *C. R. Acad. Sc. Paris*, Sér. D, **269**, pp. 1496-1497.

Lent, H. et J. F. T. Freitas, 1936. — Novo parasito de *Agouti paca* (L.) (Nematoda : Strongyloidea). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **31**, 2, pp. 357-359.

—— 1937. — Sur une nouvelle espèce du genre *Viannaia* Travassos 1914. *Travaux helminthologiques présentés à l'Académicien K. I. Skrjabin.*, pp. 319-321.

—— 1938 a. — Pesquisas helminthologicas realisadas no Estado do Para. IV. Trichostrongylideos de Mammiferos. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **33**, 3, pp. 363-380.

—— 1938 b. — Tres novos Trichostrongylideos parasitos de roedores brasileiros. *Livro Jub. Travassos*, pp. 269-274.

Le Roux, P. L., 1936. — A new Trichostrongylid (*Minutostrongylus taurotragi* n. g., n. sp.) of the subfamily *Heligmosominae* from an African antelope. *J. Helm.*, **14**, pp. 73-76.

Leuckart, F. S., 1842. — Helminthologische Beiträge (Zoologische Bruchstücke). Freiburg, III + 60 pp.

Li, S. Y., 1941. — On two new species of nematodes from China. *Peking Nat. Hist. Bull.*, **15**, pp. 195-199.

Linstow, O., 1882. — Helminthologische Studien. *Arch. Naturgeschichte*, **48**, pp. 1-25.

—— 1899. — Nematoden aus der Berliner zoologischen Sammlung. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, **1**, 3, pp. 1-28.

Lubimov, M. P., 1932. — « Maladies des Lièvres et des Écureuils (*In* Biologie des Lièvres et des Souris et leurs maladies) ». *Moscou.* (Ouvrage non consulté).

Lyubarskaya, O. D., 1962. — « The nematode fauna of *Neomys fodiens* ». *Zoologicheski Zhurnal*, **41**, 6, pp. 833-839.

Mawson, P. M., 1961. — Trichostrongyles from Rodents in Queensland, with comments on the genus *Longistriata* (Nematoda : Heligmosomatidae). *Austr. J. Zool.*, **9**, 5, pp. 791-826.

Mönnig, H. O., 1923. — South African Parasitic Nematodes. *9th a. 10th Rep. Dir. Vet. Educ. a. Res.*, pp. 435-478.

—— 1927. — On a new *Physaloptera* from an eagle and a Trichostrongyle from the cane rat, with notes on *Polydelphis quadricornis* and the genus *Spirostrongylus*. *Tr. Roy. Soc. South Africa*, **14**, 3, pp. 261-265.

—— 1931. — Wild antelopes as carriers of Nematode parasites of domestic ruminants. Part. II. *17th Rep. Dir. Vet. Serv. Pretoria*, pp. 233-254.

Morel, P. C., 1969. — Contribution à la connaissance de la distribution des Tiques (Acariens, *Ixodidae* et *Amblyommidae*) en Afrique éthiopienne continentale. *Thèse. Faculté des Sciences d'Orsay, Université de Paris*, 388 pp. + annexe cartographique. Cartes 1 à 62.

Morgan, D. O., 1928. — A new nematode species of the genus *Viannaia* from the mole (*Talpa europaea*). *J. Helm.*, **6**, pp. 199-204.

Nadtotchii, E. V., 1966. — « Nouvelles espèces de Nématodes d'un Rongeur des Iles Kouriles ». *Materialy K. nauchnoi konferentsii Vsesoiuznogo Obshchestva Gel'mintologov*, Part. III. *Moscou*, pp. 191-195.

Source : MNHN, Paris

Neiva, A., A. M. Cunha et L. Travassos, 1914. — Parasitologische Beiträge. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **6**, pp. 180-191.

Neveu-Lemaire, H., 1934. — Sur la classification des Trichostrongylidés. *Ann. Parasit. Paris*, **12**, 3, pp. 248-252.

Ohbayashi, M. O. et Y. Fujimaki, 1968. — *Mammaniduloides hokkaidensis* n. gen., n. sp. (Nematoda : Heligmosomatidae) from voles in Hokkaido. *Jap. J. Vet. Res.*, **16**, 1, pp. 23-29.

Orloff, I. W., 1933. — Sur la reconstruction de la Systématique du genre *Ostertagia* Ransom, 1907. *Ann. Parasit. Paris*, **11**, 2, pp. 96-114.

Ortlepp, R. J., 1939. — South African helminths. Part. VI. Some helminths, chiefly from Rodents. *Onderstepoort J. Vet. Sc. Animal Industr.*, **12**, **1**, pp. 75-101.

Petrov, A. M. et V. A. Savinov, 1959. — « On helminthfauna of moles (*Talpa europaea*) in the Kalinin region ». *Trudy Vsesoinz. Inst. Gel'mint.*, **6**, pp. 160-166 (en russe).

Petter, A. J., 1966. — Équilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du côlon des Tortues terrestres. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., n. sér., série A, Zoologie*, **34**, **1**, 252 pp.

Pinto, C. F., 1935. — *Viannella travassosi* n. sp. Trichostrongylideo parasita de « Prea » (*Cavia aperea*) do Brasil. *Campo, Rio de Janeiro*, **6**, 11, p. 39.

Price, E. W., 1929. — Two new nematode worms from rodents. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **74**, 21, pp. 1-5.

Puylaert, F. A., 1967. — Un nouveau Trichostrongyloïde, *Amphibiophilus chabaudi* sp. n., parasite de *Rana angolensis* Bocage et considérations sur l'appareil sensoriel antérieur de quelques Trichostrongyloïdes (Vermes-Nematoda). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **76**, 3-4, pp. 235-243.

Quentin, J. C., 1971. — Les modalités d'évolution de quelques lignées d'helminthes chez les Rongeurs Muroidea. *Cah. Orstom* (sous presse).

Railliet, A. et A. Henry, 1909. — Sur la classification des *Strongylidae* : I. — *Metastrongylinae. C. R. Soc. Biol.*, **66**, pp. 85-88.

Ransom, B. H., 1907. — Notes on parasitic nematodes including descriptions of new genera and species and observations on life histories. *Bull. U. S. Dept. Agric. Anim. Indust., Circ. 116*, pp. 1-52.

Rausch, R. L., 1957. — Distribution and specificity of Helminths in Microtine Rodents : Evolutionary implications. *Evolution*, **11**, 3, pp. 361-368.

Roe, G. C., 1929. — A new nematode, *Sincosta aberrans*, new genus and species from a rodent. *Proc. U. S. Nat. Mus. Washington*, **75**, 17, pp. 1-3.

Roman, E., 1951. — Étude écologique et morphologique sur les Acanthocéphales et les Nématodes parasites des rats de la région lyonnaise. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, Ser. A. Zool.*, **2**, 2, pp. 49-270.

Sadovskaja, N. P., 1952. — « Vers parasites de Rongeurs et Insectivores du littoral ». *C. R. de dissertation cité par Skrjabin, Schikhobalova et Schulz*, 1954.

Schachnasarova, S. S., 1949. — Novyje nematody guyzunov Azerbjdzana. *Trudy gelm. labor. An. S.S.S.R.*, **2**, pp. 69-86.

Schmidt, G. D., B. Y. Myers et R. E. Kuntz, 1967. — Nematode parasites of Oceanica. 1. *Brevistriata sundasciuri* sp. n. and *Calypsostrongylus ogdeni* gen. et sp. n. (*Heligmosomatidae* : *Longistriatinae*) from squirrels of Palawan et Taiwan. *J. Paras.*, **53**, 3, pp. 613-617.

Schulz, R. S., 1926. — « Zur kenntnis der Helminthenfauna der Nagetiere der Union S.S.R. 1. Subordo *Strongylata* : 1. Fam. *Trichostrongylidae* Leiper, 1912 ». *Trudy Gosudarstv. Inst. Ekseper. Vet.*, **4**, 1, pp. 5-32 (en russe, résumé allemand).

—— 1930. — « Contribution à la connaissance de la faune helminthologique du Gouvernement du Dvinsk septentrional ». *C. R. des 32 à 38e expéd. Helm. dans le Dvinsk septentrional en 1926 et 1927*, pp. 110-134 (en russe, ouvrage non consulté).

Schulz, R. S., 1931 *in* Skrjabin, K. I., N. P. Schikhobalowa et R. S. Schulz, 1954. — *Osnovi Nematodologi*, IV. Dictyocaulides et Heligmosomatides, pp. 1-323.

—— et M. P. Lubimov, 1932. — *Longistriata skrjabini* n. sp. (Nematoda, Trichostrongylidae) from the Ussuri squirrel. *Parasitology*, **24**, **1**, pp. 50-53.

Source : MNHN, Paris

Schwartz, B. et J. E. Alicata, 1934. — The development of the trichostrongyle, *Nippostrongylus muris*, in rats following ingestion of larvae. *J. Wash. Acad. Sc.*, **24**, 8, pp. 334-338.

—— 1935. — Life history of *Longistriata musculi*, a nematode parasitic in mice. *J. Wash. Acad. Sc.*, **25**, 3, pp. 128-146.

Seurat, L. G., 1915. — Sur les conditions de la ponte du Strongle lisse. *Bull. Sc. France et Belgique, 7e série*, **48**, 3, pp. 1-7.

Shaldibin, L. S., 1964. — « Helminth fauna of mammals of the Mordovsk State Re erve ». *Uchen. Zap. Gorkov. gos pedagog. Inst.*, *42*, pp. 52-81, (en russe).

Simpson, G. G., 1969. — La géographie de l'Évolution. *Édition Masson et Cie*, 203 pp.

Singh, K. S., 1962 a. — Parasitological survey of Kuman Region. Part II. *Longistriata longispicularis* n. sp. (Heligmosomidae : Trichostrongyloidea : Nematoda) from a flying squirrel. *Ind. J. Helmint.*, **14**, 2, pp. 24-30.

—— 1962 b. — Parasitological survey of Kuman Region. Part XI. Four nematodes from the Rat, *Rattus norvegicus*. *J. Helm.*, **14**, 2, pp. 98-111.

—— 1967. — *Longistriata indica* sp. nov. (Heligmosomatidae — Trichostrongylidea — Nematoda) from a Hare from India. *Proc. nat. Inst. Sci. India, part B*, **35**, 1, pp. 53-59.

Skrjabin, K. I. et N. P. Schikhobalowa, 1952, *in* Skrjabin, K. I., N. P. Schikhobalowa et R. S. Schulz, 1954. — *Osnovi Nematodalogi*. IV, Dictyocaulides et Heligmosomatides, pp. 1-323.

Skrjabin, K. I., N. P. Schikhobalowa et R. S. Schulz, 1954. — *Ibid.*

Skrjabin, K. I. et R. S. Schulz, 1937, *in* Skrjabin, K. I., N. P. Schikhobalowa et R. S. Schulz, 1954. *Ibid.*

—— 1952, *in* Skrjabin, K. I., N. P. Schikhobalowa et R. S. Schulz, 1954. *Ibid.*

Sprehn, C., 1935. — Parasiten der wirbeltiere des Glatzer Schneeberges. I Helminthen aus kleinsäugern und Amphibien vom Schneeberg. *In* Pax, F., *Beiträge zur Biologie des Glatzer Schneeberges*. Breslau, **1**, pp. 82-86.

Spurlock, G. M., 1943. — Observations on host-parasite relations between laboratory mice and *Nematospiroides dubius* Baylis. *J. Parasit.*, **29**, pp. 303-311.

Supperer, R. et E. Kutzer, 1963. — Zwei neue Trichostrongyliden aus dem Flaggenhörnchen, *Brevistriata callosciuri* nov. sp., und *Pithecostrongylus univesicula* nov. sp. *Zeitsch. Parasitenk.*, **23**, 1, pp. 11-15.

Tenora, F., 1969. — Parasitic nematodes of certain rodents from Afghanistan. *Vestnik Cs. spol. Zool.*, **33**, 2, pp. 174-192.

—— et V. Barus, 1955. — « Helminthofaune des Muridae et des Campagnols du Parc National de Lednice et de ses environs ». *Brn. Zaklad. Cesk., Akad. ved.*, **27**, 10, pp. 461-482. (en tchèque)

Thomas, R. J., 1953. — On the Nematode and Trematode parasites of some small Mammals from the Inner Hebrides. *J. Helm.*, **27**, pp. 143-168.

Tokobaev, M. M. et K. E. Erkulov, 1966. — Novye vidy gel'mintov dlia fauny gryzunov Kirgizii, pp. 3-16, *in* : *Gel'minty zhivotnykh Kirgizii i sopredel' nykh territorii*, 151 pp.

Travassos, L., 1914. — Tricostrongylideos brazileiros (III : nota previa). *Brazil — Med.*, **28**, 34, pp. 325-327.

—— 1915. — Tricostrongylideos brazileiras. (4º nota previa). *Brazil. Med.*, **29**, 49, pp. 388-389.

—— 1917. — Nematodes parasitos de roedores. *Brazil. Med.*, **31**, 3, p. 35.

—— 1918. — *Trichostrongylidae* brazileiros. *Rev. Soc. Brasil. Sc.* (1919), **3**, pp. 191-205.

—— 1921. — Contribuiçoes para o conhecimenta da fauna helmintolojica brasileira. XIII. Ensaio monografico da familia *Trichostrongylidae* Leiper, 1909. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **13**, 1, pp. 1-135.

—— 1935. — Contribuição ao conhecimento dos *Trichostrongylidae*. *Ann. Acad. Brasil Sc.*, **7**, 4, pp. 355-360.

—— 1937. — Revisao da familia *Trichostrongylidae* Leiper, 1912. *Monogr. Inst. Oswaldo Cruz*, **1**, 512 pp.

—— 1943. — Tricostrongylideos de Mamiferos. *Rev. Brasil Bid R.D.J.*, **3**, 3, pp. 345-349.

—— et A. R. Darriba, 1929. — Notas sobre *Heligmosominae*. *Sciencia Med.*, **7**, 9, pp. 432-438.

Vigueras, I. P., 1934. — *Heligmostrongylus howelli*, n. sp. (Nématode), parasito de *Capromys pilorides* Say (Rodentia). *Rev. Univ. Habano*, **3**, pp. 127-132.

Source : MNHN, Paris

—— 1943. — Un genero y cinco especies nuevas de helminthos cubanos. *Rev. Univ. Habana*, **46-48**, pp. 1-42.

Walton, A. C., 1923. — Some new and little known Nematodes. *J. Parasit.*, **10**, pp. 59-70.

Wolfgang, R. W., 1951. — Studies on the endoparasitic fauna of Trinidad mammals. VIff. Parasites of Marsupials. *Canad. J. Zool.*, **31**, pp. 16-19.

Wood, A. E. et B. Patterson, 1959. — The Rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American Rodents evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **120**, 3, pp. 1-428.

Yeh, L. S., 1958. — On a new bursate nematode, *Longistriata kenyae* sp. nov. from the house rat, *Rattus rattus kijabius* in Kenya and the Erection of a new genus *Longistrioides*. *J. Helminth.*, **32**, 1-2, pp. 89-92.

Yokogawa, S., 1922. — The development of *Heligmosomum muris* Yokogawa, a Nematode from the intestine of the wild rat. *Parasitology*, **14**, pp. 127-166.

Yoyotte-Vado, E., 1971. — Étude de huit Nématodes parasites de Vertébrés du Vénézuéfa et de la Colombie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (sous presse).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 009 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris